Source : MNHN, Paris

Pr 260 c1

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P. 260 c9
2e ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE
NOUVELLE SÉRIE
Série A, Zoologie
TOME LIII
FASCICULE UNIQUE

J.-C. LÉONIDE

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DE DIVERS DIPTÈRES ENDOPARASITES D'ORTHOPTÈRES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)
1969

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

L 260

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LIII

FASCICULE UNIQUE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1969

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DE DIVERS DIPTÈRES ENDOPARASITES D'ORTHOPTÈRES

par

Jean-Claude LÉONIDE

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 3

Chapitre I. — INTRODUCTION AUX MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE. 9

Chapitre II. — LES ANTHOMYIIDÉS, ÉTUDE D'*ACYGLOSSA POLLINOSA* VILLENEUVE 21

Chapitre III. — LES *ACEMYIINA*, ÉTUDE DE TROIS ESPÉCES FRANÇAISES. 61

Chapitre IV. — LES *ORMIINI*, ÉTUDE DE *PLESIOŒSTRUS LEONIDEI* MESNIL. 123

Chapitre V. — LES NÉMESTRINIDÉS, ÉTUDE DE *SYMMICTUS COSTATUS* LOEW 139

Chapitre VI. — CARACTÉRES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES DIPTÉRES ACRIDIOPHAGES 178

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 220

BIBLIOGRAPHIE 228

TABLE DES MATIÉRES 240

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

L'ordre des Orthoptères tel qu'il est défini par CHOPARD (1949) se compose des sous-ordres *Ensifera* (avec les super-familles *Gryllacridoidea*, *Prophalangopsoidea*, *Tettigonioidea* et *Grylloidea*) et *Caelifera* (avec les super-familles *Tridactyloidea* et *Acridoidea*).

Mes investigations se sont limitées aux super-familles des *Tettigonioidea* et *Acridoidea* qui, avec les *Grylloidea*[1], représentent la quasi-totalité des Orthoptères vivant en France; j'ai étendu mes recherches bibliographiques au super-ordre des Orthoptéroïdes.

Les prédateurs et les parasites qui attaquent les œufs, les stades jeunes et les adultes des Orthoptères sont nombreux et divers (Bactéries, Champignons, Protozoaires, Helminthes, Insectes, Arachnides, Vertébrés) ainsi qu'en témoignent les revues de GRASSÉ (1924), UVAROV (1928), SÉGUY (1932), THOMPSON (1950), GREATHEAD (1963) et CORBEL (1967).

Parmi cette multitude d'ennemis, les Diptères occupent une place importante par le nombre et la variété des espèces qui infestent les Orthoptères et par la spécificité dont ils témoignent vis-à-vis de ces hôtes. Dès 1924, GRASSÉ écrivait : « Les ennemis les plus redoutables des Criquets appartiennent incontestablement à l'ordre des Diptères » et quelques années après SÉGUY (*l.c.*) confirmait cette opinion : « Les Insectes Orthoptères sont peut-être les animaux qui attirent aux différents stades de leur développement le plus grand nombre de Diptères parasites et prédateurs ».

Parmi ces Diptères, certains (Bombyliidés, Calliphoridés, Sarcophagidés, etc.) s'attaquent aux œufs, d'autres (Némestrinidés, Phoridés, Anthomyiidés, Sarcophagidés, Tachinidés) infestent larves et imagos. Ce second groupe — qui nous intéresse ici — compte des parasites obligatoires mais aussi des parasites occasionnels polyphages ou même sarcophages.

Une discrimination nette entre ces divers statuts biologiques s'imposerait. Elle sera difficile à faire — voire impossible à l'heure actuelle — pour certains Diptères, vu la confusion introduite entre ces espèces, dans des publications où les données souvent fragmentaires proviennent d'observations fortuites, partielles, de récoltes parfois réalisées dans des conditions déplorables. Une distinction a été établie par SÉGUY (1932). Mais nombre de parasites ont été signalés depuis. Je vais tenter, d'une manière qui ne sera exhaustive que pour les Diptères endoparasites obligatoires (à l'exclusion des Sarcophagidés), un classement biologique des Mouches acridiophages connues. Le statut biologique d'une espèce peut être défini dans le cas où elle a été élevée à plusieurs reprises ou lorsque son élevage a fourni l'occasion d'une étude biologique suffisamment précise.

Je mettrai, provisoirement, à part des Diptères obtenus d'Orthoptères dans des conditions telles que l'on ne peut actuellement préciser avec certitude leur mode de vie. Ce sont des Muscidés ou des Sarcophagidés : *Musca domestica* (L.), *Muscina stabulans* Fall., *Pegomyia fusciceps* Zett., *Stomoxys nebulosa* F., etc., mentionnés par KÜNCKEL D'HERCULAIS (1893-1905) ou LAHILLE (1907), qui sont saprophages ou sarcophages et qui provenaient, sans doute, de cadavres de Sauterelles. C'est aussi le cas des *Miltogramminae* signalés d'Orthoptères et qui sont habituellement cleptoparasites : *Pachyophtalmus signatus* Meig. élevé d'*Aiolopus strepens* (Latr.) [cf. THÉODORIDÈS 1954], *Helicobia rapax* (Walk.) [cf. BUCKELL & SPENCER 1945, SPENCER 1958], *Hilarella hilarella* (Zett.) [cf. SÉGUY 1941, ARNAUD 1954], *Metopia leucocephala* Rossi (cf. SÉGUY 1932-1941), etc.

Il faut également laisser en suspens des Diptères obtenus par des élevages isolés et que l'on ne peut classer définitivement, bien qu'ils puissent être acridiophages, faute de renseignements biologiques suffisants.

Parmi ceux-ci, il faut citer :

1° *Hypostena setiventris* élevé de *Tettix bipunctatus* par RODZIANKO (1905 : 696-697) et déterminé par JAROCHEVSKY; l'on ignore l'identité exacte de cette Tachinaire car, bien que *H. setiventris* soit considéré comme un synonyme de *Arrhinomyia* (= *Apatelia*) *innoxia* (Mg.), BELANOVSKY (1953 : 206) a montré que l'exemplaire mâle élevé de *Tettix* n'est pas *A. innoxia*;

2° *Oedematocera dampfi* Ald. et *Oe. flaveola* (Coq.), Tachinaires *Blondeliina*, obtenues par ALDRICH (1927 *a* et *b*, 1928) de *Schistocerca paranensis* et par EADES (1964 : 82) du Gryllacrididé *Ceutophilus guttulosus* Walk;

1. J'ai négligé l'étude des *Grylloidea* faute de pouvoir recueillir un matériel suffisant.

Source : MNHN, Paris

3° *Gilvella gilvipes* (Coq.), Tachinaire *Blondeliina*, parasite de Gryllidés selon ALDRICH (1928 : 301);

4° *Megaselia giraudii* Egger, Phoridé élevé de *Tettigonia viridissima* L. par TIMON-DAVIN (1938) [1].

Les Diptères dont le statut biologique est connu se rangent en deux catégories :

1. Des Diptères endoparasites occasionnels et facultatifs des Orthoptères.

2. Des Diptères endoparasites obligatoires, inféodés aux Orthoptères.

Les Diptères parasites occasionnels ont un statut difficile à définir. Il existe des degrés intermédiaires entre le saprophage exclusif, le saprophage parasite occasionnel (et facultatif) et le parasite obligatoire polyphage ou oligophage. De plus, chez ces Diptères, qui sont ubiquistes et dont la taxinomie est malaisée, l'incertitude des déterminations est grande.

Je placerai dans cette première catégorie des espèces dont le comportement de parasite occasionnel a été démontré, souvent après de minutieuses recherches. L'exemple le plus typique est fourni par *Sarcophaga* (*Kellymyia*) *kellyi* (Ald.). Cette espèce élevée en grand nombre de divers Acridiens par KELLY (1914) fut retrouvée chez des Orthoptères par différents auteurs (SMITH H.E. 1915 : 7-11, HAYES & DE COURSEY 1937, SMITH R. W. 1944, BUCKELL 1945; SPENCER & BUCKELL 1957). En 1958, SMITH R. W. reconnaît que ce Diptère lorsqu'il est abondant contribue à limiter la population de son hôte mais que les femelles sont capables de pondre sur le corps des Sauterelles mortes, et les larves de se développer dans du foie de porc. A l'instar de *S. kellyi*, le statut de parasite facultatif et occasionnel a été reconnu à *Sarcophaga destructor* Mall. (cf. WOOD 1933), *Helicobia australis* J & T (cf. FULLER 1938 *b*), *Sarcophaga minuta* Lah. (= *Doringia acridiorum* Weyenb.) [cf. CROUZEL & SALAVIN 1961], *Wohlfartia euvittata* Will. (cf. SCHALKWIJK 1939), etc.

J'inclurai ensuite, dans cette catégorie, des Diptères dont la biologie n'a pas été précisée par des observations de laboratoire mais qui ont été élevés d'Orthoptères et, en outre, d'hôtes divers et *a fortiori* de matières organiques en décomposition. C'est, par exemple, le cas de *Sarcophaga haematodes* Meig. signalé d'Acridiens (CALLOT 1937, SÉGUY 1941) mais également de Coléoptères et d'Escargots morts (SÉGUY 1941). Il y a des chances pour que cela soit également le cas, comme le pense GREATHEAD (1963 : 464), de la majorité des espèces de *Sarcophaga* obtenues d'Orthoptères dans le vieux monde, de Muscidés [*Fannia canicularis* L., *Chortophila cana* Macq. (cf. SÉGUY 1932)], de Sarcophagidés [*Agria affinis* (Fall.) cf. SÉGUY 1932, 1941].

La deuxième catégorie comporte des Diptères élevés uniquement d'Orthoptères. Leur étude biologique suffisamment approfondie autorise une opinion fondée sur leur statut biologique d'endoparasite obligatoire. Ce groupe, plus facile à circonscrire, comporte à l'heure actuelle des représentants de quatre grandes familles.

1. *Les Sarcophagidés.*

Les espèces que l'on peut classer ici se développent exclusivement aux dépens d'Orthoptères *vivants* [2]. Ce sont des parasites vrais qui ne doivent pas être confondus avec les espèces dont nous avons parlé dans les catégories précédentes et dont le statut biologique est fort différent. Parmi les Sarcophagidés endoparasites obligatoires, on peut citer, dans l'ancien monde, les espèces des genres *Blaesoxipha* et *Gesneriodes* et, dans le nouveau monde, des espèces appartenant à toute une série de genres (leur nomenclature est assez confuse, voir à ce sujet ROHDENDORF 1937 et ROBACK 1954) : *Acandotheca*, *Acridiophaga*, *Protodexia*,

1. Par suite d'erreurs de détermination ou en raison de confusions d'élevage, d'autres Tachinaires, acridiophages ou abusivement considérée comme telles, sont citées sous des noms d'espèces qui ne sont pas acridiophages. Ces erreurs figurent sous les noms de : *Tachina anonyma* Riley (= *Frontina frenchii* Will. ap. COQUILLET 1897 : 107) dans RILEY (1878 : 319-323) [contestation dans GREATHEAD 1963 : 467]; *Trichopoda plumipes* Fabr. dans COQUILLET (1897 : 21, 23) [contestation dans DUPUIS 1963 : 64-65]; *Meigenia floralis* Fall. dans KLEINE (1909) [contestation dans HERTING 1960 : 45]; *Gymnosoma rotundatum* (L.) [contestation dans GRASSÉ 1924 et DUPUIS 1963 : 63]; *Tricholyga sp.* dans COMMON (1948) [contestation dans GREATHEAD 1963 : 467]; *Paradionaea atra* (Towns.) dans SMITH & FINLAYSON (1950 : 100) [critique dans DUPUIS 1953 *b* : 67-68, 1963 : 65 et rectification dans SMITH 1958 : 244].

2. Elles constituent l'essentiel de la sous-tribu *Servaisiina* de ROBACK (1954 : 83).

Source : MNHN, Paris

Servaisia, Tephromyiella. La biologie de ces espèces commence à être bien connue grâce aux observations qui se sont succédées depuis celles de LOEW (1861) sur *Blaesoxipha grylloctona* (Loew) jusqu'à celles de BARANOV (1924) en Serbie, OLSOUFIEV (1929), RUKAVISHNIKOV (1930), ZAKHVATKIN (1954) en Russie, SALAVIN (1958), CROUZEL & SALAVIN (1961) en Argentine, HOWITT (1951), MIDDLEKAUFF (1959) aux États-Unis, SMITH (1958) au Canada, M^me^ J. LÉONIDE (1964-1965-1967) en France.

2. *Les Anthomyiidés.*

Dans cette famille, les acridiophages n'étaient jusqu'ici représentés que par deux espèces : *Acridomyia sacharovi* Stack. découverte en 1929 et étudiée en 1930 et *A. canadensis* Snyd. dont la biologie a été précisée en 1958.

3. *Les Némestrinidés.*

Six espèces sont connues comme parasites obligatoires d'Orthoptères. Mais si les premières larves furent obtenues d'Acridiens dès 1892, leur biologie n'a fait l'objet de recherches importantes qu'à partir de 1943 et surtout 1952.

4. *Les Tachinidés.*

Plusieurs espèces peuvent être considérées comme inféodées aux Orthoptères. Elles appartiennent à quatre groupes taxinomiques différents :

La sous-tribu *Acemyiina.* Les quatorze représentants dont la biologie est plus ou moins connue depuis 1897, date à laquelle COQUILLET obtint *Ceracia dentata* Coq. à partir d'un Orthoptère, sont acridiophages.

La tribu *Gynandromyiini.* Deux espèces ont été élevées d'Orthoptères : *Phorocerosoma forte* T.T., étudiée par UCHIDA & EHARA (1953) et IWATA & NAGATOMI (1954) au Japon et *P. pilipes* Vill. à Madagascar (MESNIL 1957).

La tribu *Ormiini.* L'acridiophagie a été établie pour une espèce au moins : *Euphasiopteryx brevicornis* Towns. (cf. NUTTING 1953).

La tribu *Glaurocarini.* L'acridiophagie vient d'être démontrée dans l'espèce *Glaurocara flava* Thom. par SWAINE (1964) et CROSSKEY (1965).

D'après cette revue, on constate, en définitive, que relativement peu d'espèces sont connues comme endoparasites obligatoires d'Orthoptères et que plusieurs ont été signalées à une date récente. En France, en particulier, quatre espèces seulement avaient été citées : les Sarcophagidés *Blaesoxipha lineata* Fall. (cf. VAYSSIÈRE 1921, REMAUDIÈRE 1947, ROEHRICH 1951) et *B. ungulata* (Pand) [cf. SÉGUY 1941], l'*Acemyiina Acemyia acuticornis* Meig. (cf. CALLOT 1937) et l'Anthomyiidé *Acridomyia sacharovi* Stack. (cf. ARNOUX & REMAUDIÈRE 1946, ROEHRICH 1951). Seules d'ailleurs *B. lineata* et *A. sacharovi* avaient donné lieu à quelques travaux.

C'est sur l'étude de la biologie des espèces parasites obligatoires que j'ai fait porter mes efforts d'investigations [1]. Ce sujet n'était pas « neuf » lorsque je l'ai abordé. Il existait déjà sur le plan diptérologique de nombreuses contributions taxinomiques, et sur le plan biologique diverses données émanant souvent de praticiens. Mais j'ai envisagé ce sujet d'un point de vue tout autre, le point de vue parasitologique et naturaliste, c'est-à-dire avec le souci de porter la lumière sur tous les aspects de la biologie des Diptères rencontrés, qu'ils parasitent ou non des Orthoptères d'importance économique.

Les recherches que j'ai poursuivies de 1959 à 1966 m'ont permis de retrouver en France des représentants de tous les groupes de Diptères endoparasites obligatoires connus [2] dans le monde, à l'exception des *Gynandromyiini* [3] et *Glaurocarini.*

1. Je n'ai, en fait, exclu, à aucun moment, les Diptères endoparasites occasionnels de mes recherches sachant l'intérêt que leur étude présente pour la connaissance de la genèse du parasitisme. Mais il s'est révélé que ces parasites sont rares lorsque les Orthoptères sont récoltés vivants. J'ai disséqué plus de 11 000 Orthoptères et obtenu plus de 1 000 hôtes infestés par des Diptères endoparasites obligatoires pour un seul cas de parasitisme occasionnel (par *Sarcophaga misera* Walk., déterminée par SÉGUY).

2. J'ai découvert en 1966, à la Station de Richelieu (Indre-et-Loire) chez des *Tetrigidae*, des larves d'un Tachinidé indéterminé.

3. J'ai eu, toutefois, l'occasion d'étudier des *Locusta migratoria* L. infestés par le Diptère *Phorocerosoma pilipes* provenant de Madagascar et qui m'avaient été aimablement communiqués par le docteur TÉTEFORT.

Source : MNHN, Paris

Les Sarcophagidés, représentés par plusieurs espèces de *Blaesoxipha*, montrent des comportements particuliers des plus instructifs sur le plan parasitologique (LÉONIDE 1966). Leur étude constitue une tâche que je n'ai pu mener de front avec celle des autres Diptères et qui est poursuivie par Mme J. LÉONIDE.

Les endoparasites aux lesquels j'ai concentré mes efforts ont été :

— l'Anthomyiidé *Acyglossa pollinosa* Vill. 1908 dont j'ai découvert l'acridiophagie;

— le Némestrinidé *Symmictus costatus* Loew 1858 [et en partie *Neorhynchocephalus tauscheri* (Fisch.) 1811];

— les *Acemyiina*, *Acemyia acuticornis* Meig. 1824, *Ceracia mucronifera* Rond. 1865 et *Myiothyria benoisti* Mesn. 1959. Pour cette dernière espèce, tout au moins, la biologie était ignorée;

— l'*Ormiini Plesioœstrus leonidei* Mesn. 1964 dont j'ai découvert le mode de vie.

Deux de ces espèces (*C. mucronifera* et *M. benoisti*) sont nouvelles pour la France et une troisième (*P. leonidei*) nouvelle pour la Science.

Une de mes préoccupations initiales fut l'inventaire des Diptères acridiophages de la faune qui m'était accessible. Ce but n'a pas été atteint (des découvertes sont encore possibles, voir note 2, p. 5). J'en ai été détourné par l'importance qualitative des faits observés les premiers et dont il a fallu tirer d'emblée le maximum de renseignements.

Pour cette raison, le présent mémoire se limite à l'exposé des résultats de mes études sur la biologie des six-sept espèces de Diptères signalées ci-dessus. Il se subdivise comme suit. Le chapitre I présente les méthodes et techniques employées. Les quatre chapitres suivants sont consacrés à l'étude monographique des parasites obtenus. Le chapitre II traite des Anthomyiidés, le chapitre III des *Acemyiina*, le chapitre IV des *Ormiini*, le chapitre V des Némestrinidés.

Dans ces chapitres, chaque espèce est étudiée d'une manière aussi exhaustive que possible. Il est d'abord fait un historique du groupe taxinomique auquel l'espèce appartient et une revue des connaissances biologiques déjà acquises. La référence à ces données est rappelée dans le développement des chapitres, chaque fois que je l'ai jugé utile, à titre de comparaison. Un rappel succinct des caractéristiques taxinomiques, morphologiques, écologiques, biologiques des hôtes, indispensables à la compréhension de la description détaillée de la vie des parasites, est parfois annexé. Une première section traite de la morphologie préimaginale du parasite et mentionne, le cas échéant, les éléments utilisés pour la diagnose des larves. Chaque espèce est ensuite envisagée aux différentes phases de son existence, ce qui, chez les parasites protéliens où l'adulte mène une vie libre sans grand rapport avec celle des larves, conduit à opposer, dans deux sections, la vie imaginale à la vie larvaire. Les autres sections sont réservées à l'examen des problèmes propres au couple hôte-parasite (interactions, spécificité). Une conclusion dégage, autant que cela se peut, les caractéristiques biologiques et parasitologiques des entomophages considérés.

Le dernier chapitre, consacré à la comparaison des différents modes de vie que présentent les divers Diptères endoparasites obligatoires d'Orthoptères connus (par le présent travail et dans la littérature), tente de dégager la physionomie de ces Diptères et constitue une mise au point des connaissances sur ce groupe.

La conclusion générale, qui met l'accent sur les progrès que notre étude a fait accomplir à la connaissance des Diptères acridiophages, et la liste des publications citées terminent ce mémoire.

Avant d'exposer les résultats de mes recherches, j'ai l'agréable devoir d'exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui m'ont aidé à mener à bonne fin ce travail.

Ma première pensée ira à mon maître, le professeur J. TIMON-DAVID, qui m'a honoré de sa confiance en m'attribuant, dans son service, les fonctions d'assistant puis de maître-assistant et en orientant mes recherches sur les Diptères parasites des Orthoptères, sujet dont il avait, par plusieurs travaux personnels et en véritable naturaliste et parasitologiste, pressenti toute la richesse. Je lui suis particulièrement redevable de l'esprit libéral avec lequel il a bien voulu laisser progresser mes investigations selon mes goûts, tout en me préservant des faux pas par ses avis attentifs et qualifiés. Je lui témoigne de ma profonde reconnaissance et de mon respectueux et indéfectible attachement.

M. le professeur M. ABELOOS a bien voulu accepter de présider le jury chargé d'examiner mon travail de thèse. Il a lu mon manuscrit avec la hauteur de vue et l'esprit de synthèse que ses élèves, dont j'ai eu l'honneur et le très grand plaisir d'être, ont pu apprécier. Je lui dois également le sujet de la question proposée par la Faculté. Je lui exprime ma vive gratitude et le témoignage de ma profonde estime.

Source : MNHN, Paris

M^me M.-L. FURNESTIN, professeur, a accepté de faire partie du jury de ma thèse avec une spontanéité dont je suis honoré et à laquelle j'ai été très sensible. Les corrections qu'elle a apportées à mon texte, avec sa compétence coutumière, ont grandement contribué à l'amélioration de ce mémoire. Je la prie d'accepter l'expression de ma très sincère reconnaissance et mes hommages respectueux.

M. C. DUPUIS, maître de conférences au Muséum et sous-directeur de la Station de Parasitologie expérimentale et comparée de Richelieu (Indre-et-Loire), a témoigné à mes investigations, dès leur début, un grand intérêt de spécialiste dans lequel j'ai puisé une source permanente d'encouragements et de conseils. Je dois à sa complaisance d'avoir pu accomplir dans son laboratoire et à la Station de Richelieu divers séjours aussi agréables que productifs. Je lui suis particulièrement redevable de la part considérable qu'il s prise dans la rédaction de la thèse; il a été lors de nos multiples échanges de vue à l'origine de nombreuses idées et suggestions qui ont grandement amélioré, tant dans le fond que dans la forme, la présentation de mes résultats. Je lui voue mon amitié.

M. le professeur A. S. BALACHOWSKY, membre de l'Institut, m'a fait le très grand honneur de s'intéresser à mon travail et de permettre sa publication *in extenso* dans les *Mémoires du Muséum*. Je lui témoigne respectueusement de ma très profonde gratitude et de ma grande estime.

Je prie le docteur H. W. PRESCOTT (Entomologist in Charge, Forest-Grove, U.S.A.), qui m'a fait bénéficier avec spontanéité et libéralité de son expérience de vingt années de recherches sur les Némestrinidés, d'accepter le témoignage de ma très sincère gratitude.

J'évoquerai avec respect et reconnaissance la mémoire du regretté professeur L. FAGE, membre de l'Institut, qui a bien voulu présenter les notes préliminaires de mes travaux à l'Académie des Sciences.

Je suis heureux d'exprimer mes plus vifs remerciements à tous les naturalistes qui m'ont aidé dans le cadre de leur spécialité :

Aux taxinomistes de réputation mondiale qui ont déterminé ou décrit mes Diptères, L. MESNIL et B. HERTING pour les Tachinaires, W. HENNIG pour les Anthomyiidés.

A M. P. T. HASKELL, directeur de l'Anti-Locust Research Centre et à ses collaborateurs qui ont facilité mes recherches bibliographiques en m'adressant leurs revues (*Anti-Locust Bulletin, Acridological Abstract*, etc.) et en me permettant d'utiliser la bibliothèque du Centre.

Aux naturalistes qui m'ont aimablement communiqué du matériel ou qui m'ont prodigué conseils et encouragements : E. SÉGUY (professeur honoraire au Muséum), L. CHOPARD (professeur honoraire au Muséum), René MOLINIER et Roger MOLINIER (professeurs à la Faculté des Sciences de Marseille), A. BUTTNER (directeur adjoint de la Station de Parasitologie de Richelieu), E. BILIOTTI (directeur de la Station de Lutte biologique d'Antibes), J. REBECQ (maître de conférences à la Faculté des Sciences de Rennes), G. LE MASNE (Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie de Marseille), G. REMAUDIÈRE (chef de service à l'Institut Pasteur), J.-R. STEFFAN (maître de conférences au Muséum), D. J. GREATHEAD (Anti-Locust Research Centre), L. TÉTEFORT (directeur de Recherches à la Station de Recherches acridiennes, Betioky Sud, Madagascar), R. DELMAS (professeur à l'École d'Agriculture de Montpellier), J. C. CORBEL (maître-assistant à la Faculté des Sciences de Paris), R. W. SMITH (Entomology Research Institute for Biological Control, Belleville, Canada).

Qu'il me soit enfin permis d'adresser une pensée affectueuse à M^me LÉONIDE, assistante en zoologie, qui m'a apporté son aide précieuse avec un dévouement inlassable.

A ma femme, à notre fille, à mon père et à ma mère, je dédie ma thèse.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

INTRODUCTION AUX MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE

SOMMAIRE

Pages

A. ÉTUDE LORSQUE LE MATÉRIEL INITIAL EST L'HÔTE 10
I. Obtention des hôtes 10
1. Recherche et récolte 10
2. Transport et conservation 11
II. Étude des hôtes 11
1. Examen externe 11
2. Dissection 11
III. Élevage des larves parasites 12
B. ÉTUDE LORSQUE LE MATÉRIEL INITIAL EST LE PARASITE 12
I. Obtention du matériel d'étude 13
1. Récolte et élevage des hôtes indemnes 13
2. Obtention des imagos ou planidia de l'entomophage 13
II. Techniques de contamination 14
1. Par l'imago 14
2. Par le planidium 15
III. Devenir des hôtes infestés 15
1. Examen après contamination 15
2. Utilisation des hôtes infestés 15
C. OBSERVATIONS SUR LE TERRAIN 15
D. MÉTHODES EXPÉRIMENTALES 16
E. MATÉRIEL ÉTUDIÉ 16
I. Nature, origine, importance numérique 16
II. Détermination 16
III. Indexation 19

INTRODUCTION

Comme l'a souligné Dupuis (1963 : 11) : « les recherches concernant la systématique, la morphologie préimaginale, les hôtes, l'écologie, l'éthologie et le développement des Tachinaires ne font appel à aucune méthode compliquée ou délicate. Encore doit-on les conduire de manière à recueillir des données aussi complètes, significatives et comparatives que possible... ». Cette remarque quant à la simplicité des méthodes, qui n'exclut en rien la rigueur de leur conduite, demeure applicable aux Diptères que j'ai étudiés.

J'ai, pendant sept ans, effectué le plus grand nombre possible de dissections d'Orthoptères de toutes espèces, provenant de localités variées et récoltés en toutes saisons. Les premières dissections, réalisées sommairement, m'ont servi à dresser une liste

Source : MNHN, Paris

des espèces acridiophages en Provence et à connaître leur abondance, leurs hôtes, leurs stations et leur phénologie imaginale et larvaire, données indispensables à une étude approfondie. Les dissections ultérieures, plus minutieuses, des espèces précédemment reconnues comme hôtes probables m'ont permis de recueillir, à partir de ceux effectivement infestés dans la nature, le maximum d'informations biologiques sur les parasites. J'ai, de cette manière, étudié les parasites à partir de leurs hôtes.

Par ailleurs, je me suis efforcé d'obtenir *in vitro* la propagation du parasite, c'est-à-dire d'étudier ce dernier en partant de l'imago — ou du stade infestant. Cette méthode permet l'infestation d'hôtes en nombre théoriquement illimité et procure un matériel important, ce qui n'est pas toujours le cas dans les conditions naturelles. Elle rend possible l'observation détaillée du comportement d'infestation et son étude expérimentale. La contamination, pratiquée dans des conditions déterminées, fournit des renseignements que l'on ne pourrait recueillir par la première méthode et toute donnée requérant une chronologie précise.

Cependant les conditions de l'expérimentation peuvent modifier le comportement des parasites. Certains points de la biologie ne peuvent être précisés que dans la nature (cas de bien des aspects de la vie imaginale). Les hôtes infestés sont susceptibles de présenter des comportements particuliers seulement décelables sur le terrain. Pour ces raisons, je me suis efforcé de vérifier et de compléter dans la nature les résultats établis *in vitro*.

Au gré des circonstances et selon le matériel, j'ai donc combiné au mieux les trois démarches suivantes :

Étude du parasite par dissection des hôtes infestés dans la nature (Section A);

Étude réalisée *in vitro* par contamination d'hôtes sains (Section B);

Vérification, dans les conditions naturelles, de la validité des résultats précédemment établis, notamment en ce qui concerne la vie imaginale (Section C).

Dans quelques cas, j'ai eu recours à des méthodes expérimentales particulières qui sont mentionnées dans la Section D.

Le matériel recueilli a été déterminé et indexé selon des normes que je définis dans la Section E.

A. ÉTUDE LORSQUE LE MATÉRIEL INITIAL EST L'HÔTE

Cette phase d'investigations consiste à récolter un grand nombre d'hôtes infestés dans la nature et à tirer de leur dissection le maximum d'informations en utilisant le parasite et les traces laissées par ce dernier (exuvies, siphon, etc.). Ce procédé renseigne sur la vie endoparasitaire mais peut également donner un aperçu de la vie imaginale tel le mode d'infestation (œufs pondus sur ou dans le corps de l'hôte, planidia assurant eux-mêmes la contamination, etc.).

Si l'on obtient l'imago à partir de ces hôtes, il devient possible de rattacher les faits biologiques constatés ainsi que les formes prénymphales à l'espèce déterminée. L'identification a lieu en remontant de l'adulte aux stades préimaginaux. C'est la méthode « ascendante » d'identification des matériaux (Dupuis 1963 : 18).

Cette méthode devrait être plus utilisée car les cas de parasitisme sont souvent rares et il suffit alors d'obtenir un imago pour déterminer tout le matériel larvaire et biologique extrait de l'hôte.

I. OBTENTION DES HÔTES

1. Recherche et récolte.

La recherche des hôtes suppose un minimum de connaissances quant à leur écologie. Les Orthoptères sont des Insectes liés à des biotopes variés (Chopard 1938 : 43 et 1949 : 694), mais bien déterminés (Dreux 1962 : 326). Ces biotopes sont, en France et notamment en Provence, assez bien connus (Azam & Finot 1888, Grassé 1929, Randon 1932, Soyer 1949, Chopard 1952, Dreux 1962, Favard 1962, etc.) et de toute façon on acquiert rapidement, avec la pratique, une connaissance empirique des stations et de leur faune.

La récolte se fait de manière simple.

Les Acridiens, assez faciles à repérer, se capturent au filet.

Source : MNHN, Paris

Les Ensifères échappent au regard. Leur recherche exige une connaissance plus approfondie de leur micro-écologie et de leur chant, leur repérage se faisant surtout à l'ouïe. Leur capture se fait diversement. Les espèces se tenant à découvert ou sur les sommités de la végétation sont récoltées au filet. Les jeunes larves de *Barbitistes fischeri* sont recueillies en nombre par battage sur carreau. Les *Ephippiger* qui se trouvent sur les arbustes sont ramassées, après repérage à vue, en secouant les branches sur le filet tenu horizontalement. Les *B. fischeri* adultes se laissant choir au fond des fourrés touffus, j'ai eu recours au ramassage à la main à l'aide de gants.

L'heure des récoltes varie. On a avantage à ramasser *Dociostaurus maroccanus* tôt le matin alors qu'il est engourdi. *B. fischeri* est plus facile à repérer pendant les heures chaudes de la journée.

Selon le but de la récolte, le ramassage se fait au hasard ou orienté vers une espèce dont on peut prendre tous les individus ou sélectionner, lorsqu'il existe des signes extérieurs, ceux qui sont infestés.

2. Transport et conservation.

J'utilise, selon les besoins, quatre modèles de cages en contreplaqué, vitre et toile métallique en fil de laiton (maille à vide linéaire de 0,3 mm).

Le transport et la détention des Orthoptères à mœurs cannibales (Ensifères) et l'élevage isolé des hôtes s'effectuent dans de petites cages (10 × 10 × 5 cm). Ces dernières ne sont grillagées que sur l'une des deux grandes faces. Sur l'un des petits côtés se trouve une trappe (5 × 2 cm) qui se ferme grâce à une lame de verre (modèle utilisé pour les préparations microscopiques) coulissant dans deux rainures.

Le transport et la conservation en nombre moyen (20 à 50) d'hôtes non cannibales a lieu dans des cages plus allongées (10 × 15 × 30 cm).

Des cages mesurant respectivement 35 × 50 × 45 cm et 45 × 50 × 80 cm servent au transport et surtout à la conservation d'un nombre d'hôtes plus élevé (50 à 500) afin d'obtenir une grande quantité de larves ou d'avoir quelques chances d'en recueillir quelques-unes lorsque le taux de parasitisme est bas. Ces cages sont grillagées sur les faces supérieure et postérieure. La face antérieure est fermée par une vitre coulissante. Dans l'un des côtés est aménagé un trou (2 cm de diamètre, fermé par un bouchon) qui sert à l'introduction des Orthoptères un à un. Il existe un double fond constitué d'un grillage à maille suffisamment grande (vide linéaire de 0,5 cm) pour permettre le passage des larves de Diptères et non celui des Orthoptères. Cela permet la séparation rapide des hôtes et de leurs parasites et d'éviter à ces derniers d'être dévorés. Un tiroir placé sous le double fond sert à recueillir les larves.

II. ÉTUDE DES HÔTES

Les hôtes peuvent être disséqués sans délai ou, au contraire, gardés vivants jusqu'à la sortie des parasites. Que ce soit immédiatement après la récolte ou plus tardivement, tous les hôtes font l'objet, sous la loupe binoculaire, d'un examen externe et d'une dissection[1] également minutieux.

1. Examen externe.

Il doit permettre de découvrir tous les signes extérieurs de parasitisme : œufs collés sur le corps de l'hôte; planidia engagés, en partie ou en totalité, dans des formations tégumentaires et visibles de l'extérieur; pores respiratoires; cicatrices d'orifices de pénétration ou de sortie; déformations ou lésions.

2. Dissection.

Elle complète l'examen externe et doit être minutieuse car l'on doit, par ce procédé, trouver tous les parasites et leurs traces sans exception. Ce n'est qu'à ce prix que la dissection d'un hôte peut s'avérer féconde. L'animal est, pour des raisons de commodité, ouvert par la

1. Les données sur la morphologie et l'anatomie des Orthoptères ont été extraites d'ouvrages généraux (Uvarov, 1928; Chopard, 1949) ou monographiques (Albrecht, 1953).

Source : MNHN, Paris

face ventrale selon une incision longitudinale médiane, puis épinglé. L'examen a lieu d'abord à sec, ensuite dans l'eau.

Il y a lieu de rechercher avec soin les formations suivantes :

1° Les larves, vivantes ou mortes, encore présentes dans l'hôte. Il faut noter leur stade, leur localisation, leur état, voir si elles sont libres ou fixées, saines ou parasitées (hyperparasitées), si elles présentent des blessures, cicatrisées ou non, et, lorsqu'elles sont mortes, noter la présence ou l'absence d'encapsulement, de mélanisation, de momification;

2° Les exuvies constituées d'un tissu transparent, correspondant au tégument larvaire avec sa spinulation, des stigmates et surtout des pièces buccales qui les rendent reconnaissables et facilitent leur recherche. Ces exuvies ne sont, en général, ni encapsulées ni mélanisées. Le nombre d'exuvies de chaque stade doit correspondre à celui des larves hébergées ayant dépassé ce stade. Le nombre total des exuvies que l'on doit découvrir est fonction du nombre de larves hébergées et de leur stade respectif. Pour chaque larve mûre, on doit trouver deux exuvies chez les Sarcophagidés, Anthomyiidés et Tachinidés, trois chez les Némestrinidés. Leur position doit être précisée;

3° Les œufs, preuve d'une ponte à l'intérieur du corps de l'hôte;

4° Les siphons respiratoires dont il convient d'indiquer la zone d'insertion, la localisation, la forme, l'état. S'ils ne sont pas fonctionnels, il faut voir s'ils sont abandonnés, obstrués, etc.;

5° Les déjections des parasites;

6° L'état de développement des différents organes de l'hôte;

7° L'existence, l'importance des lésions subies par l'hôte;

8° Et d'une manière générale, toute particularité susceptible d'apporter un quelconque renseignement relatif à la vie du parasite et de ses interactions avec l'hôte.

Un tel examen nécessite évidemment une dissection détaillée de tous les organes sans exception. Si nécessaire, il est pratiqué une dernière prospection de l'hôte par écrasement des différents organes entre deux lames de verre et leur examen à la loupe ou au microscope.

III. ÉLEVAGE DES LARVES PARASITES

Les larves à terme, c'est-à-dire ayant quitté l'hôte naturellement, sont placées directement en élevage. Certaines d'entre elles, après avoir déambulé quelques heures, s'empupent, d'autres demeureront pendant des mois au stade larvaire. Larves ou pupes sont placées isolément dans de petits piluliers de verre étiquetés et obturés par un voile ou une capsule de plastique perforée. Les larves sont enterrées dans du sable qui emplit les piluliers aux deux tiers; les pupes sont placées dans du sable ou laissées à même le fond du récipient.

L'élevage des pupes d'*Acemyiina* n'a pas présenté de difficultés majeures. Conservées à la température du laboratoire, elles donnent des imagos avec un pourcentage d'échec faible. Je ne saurais en dire autant des pupes d'*Ormiini*, d'Anthomyiidés et des larves des Némestrinidés. Là, les échecs ont été importants et même totaux chez les Anthomyiidés (v. Chap. II, IV et V), malgré les divers traitements — atmosphère humide ou sèche, température élevée ou basse — auxquels je les ai soumises. Les récipients contenant pupes ou larves furent examinés régulièrement. Dans certain cas, j'ai noté l'heure précise des éclosions.

L'élevage des larves obtenues avant terme (lors de dissections par exemple) pose des problèmes techniques compliqués. Le seul moyen de permettre à ces larves de se développer réside dans leur transplantation sur un hôte de même espèce. J'ai mis au point et utilisé avec succès cette technique avec des Sarcophagidés (LÉONIDE 1961 *b*).

Dans le cadre des recherches qui sont exposées ici, j'ai réalisé des transplantations d'œufs et de larves I d'*Acyglossa pollinosa* (afin de prouver — avant d'avoir pu le faire à partir des imagos — la filiation des stades larvaires de l'œuf à la pupe) et de larves d'*Acemyiina*.

B. ÉTUDE LORSQUE LE MATÉRIEL INITIAL EST LE PARASITE

Cette méthode consiste à réaliser *in vitro* la propagation du parasite, à partir de l'imago ou du planidium, dans des hôtes sains. L'histoire du parasite et son développement larvaire sont alors suivis dans un ordre de déroulement naturel de l'imago à la pupe. L'identification

Source : MNHN, Paris

des formes préimaginales se fait à partir de l'adulte — connu dès le départ — vers les stades larvaires dans leur ordre de succession. C'est ce que DUPUIS (1963 : 23) a qualifié de méthode « descendante » d'identification des matériaux.

I. OBTENTION DU MATÉRIEL D'ÉTUDE

Pour pouvoir propager les parasites il faut disposer au moment opportun d'hôtes définis, indemnes, en quantité suffisante et d'imagos féconds — ou des planidia — de l'entomophage.

1. Récolte et élevage des hôtes indemnes.

Les hôtes indemnes ont été, chaque fois que cela a été possible, récoltés dans la nature. Ce fut le cas pour les *Barbitistes fischeri*, hôtes d'*Acyglossa pollinosa*, qui peuvent être obtenus indemnes en procédant à leur récolte tout de suite après leur apparition (vers le 15 mars) c'est-à-dire environ quinze jours avant l'éclosion des premiers imagos du parasite et le début des infestations. Les jeunes *Barbitistes*, stockés au stade I, sont suivis au laboratoire, ce qui permet de connaître les dates auxquelles se produisent leurs mues et, par suite, leur âge.

Les *Dociostaurus maroccanus* (hôte principal de *Symmictus costatus*) furent récoltés et stockés dans des conditions anslogues, environ quinze jours à un mois avant leur infestation, soit vers la fin mai, date à laquelle ces Acridiens sont à l'état larvaire ou nymphal.

Les jeunes larves d'*Anacridium aegyptium* étant quasi introuvables dans la nature, j'ai été amené à réaliser leur élevage au laboratoire. Pour cela, les criquets adultes sont récoltés l'hiver et au déhut du printemps et détenus dans de grandes cages. Des accouplements se produisent tout l'hiver. Vers le milieu du mois de mai, j'introduis dans les cages des pondoirs que j'ai composés avec des cristallisoirs de 15 cm de diamètre et de 8 cm de profondeur, remplis de terre tassée dont la surface est inclinée d'environ 30°. Au point le plus bas, un tube de verre enfoncé jusqu'au fond permet d'humidifier régulièrement. L'esu se répand par capillarité et détermine un gradient d'humidité décroissant du point bas vers le point haut. Les pontes sont recueillies, du début mai à la mi-juin. Aussitôt la ponte constatée, les pondoirs sont isolés et placés à l'étuve ($t = 28$ °C et HR = 75 %). La durée du développement est de l'ordre d'un mois (25 à 36 jours). Pour réaliser la synchronisation du cycle de l'hôte et de son parasite je me suis efforcé d'obtenir une série de pontes étalées dans le temps. A l'éclosion, les larves sont placées dans des cages moyennes et nourries avec de la salade. Bien que le taux de mortalité soit important, j'ohtiens ainsi un matériel suffisant. Les adultes apparaissent, après avoir subi six mues, quarante jours après l'éclosion. L'élevage du Criquet égyptien, indispensable, permet une connaissance rigoureuse du stade et de l'âge de chaque hôte au moment de l'infestation et par suite rend possible la comparaison du développement des hôtes indemnes et des hôtes parasités de même âge, élevés dans des conditions identiques.

2. Obtention des imagos ou planidia de l'entomophage.

Les imagos comme les planidia ont été, selon les espèces et les difficultés techniques, obtenus *in vitro* ou récoltés dans la nature.

a. *Obtention d'imagos féconds de* Ceracia mucronifera.

La propagation de *C. mucronifera* s'est avérée difficile à réaliser. L'imago, rarement rencontré dans la nature (voir Chap. III) n'est pratiquement connu que par élevage à partir de son hôte. Il a dû être élevé *in vitro*, ce qui a impliqué d'obtenir de nombreux individus de différents âges, de parvenir à les faire accoupler et de les conserver en vie au moins le temps nécessaire à la maturation des œufs et à la ponte.

De nombreux hôtes sont récoltés afin de s'assurer un nombre important de pupes (entre 100 et 300 par an) qui sont isolées et répertoriées.

Les Mouches ont été maintenues en vie grâce à des conditions d'élevage appropriées. Les techniques de BILIOTTI (1956 : 55) et de DUPUIS (1963 : 20) sont insuffisantes pour maintenir le haut degré d'humidité nécessaire à ce Tachinidé. La solution adoptée consiste à placer *isolément* chaque Mouche dans un petit pilulier de 10 cm³ dont le fond est tapissé de papier filtre et l'ouverture obturée par un voile. Ce dernier est humecté tous les jours, *sans exception*, avec de l'eau glucosée à 10 %. Une quarantaine de ces piluliers sont enfermés dans un cristal-

Source : MNHN, Paris

lisoir *complètement clos* par une vitre. Dans ces conditions et à la température moyenne de 20 °C l'hygrométrie relative se maintient aux alentours de 95 %.

L'accouplement a été obtenu en plaçant dans un couvercle de tube Borrel tapissé de papier filtre et recouvert d'un verre de montre, deux conjoints élevés isolément et d'âge défini (voir Chap. III). Cette dernière nécessité implique de connaître l'âge de chacun des partenaires et surtout de disposer au moment opportun des individus de l'âge requis. J'ai dû, d'une part, établir une indexation précise permettant de savoir pour chaque Mouche les date et heure d'éclosion, et par suite leur âge et, d'autre part, disposer au laboratoire d'une population suffisamment importante pour avoir à tout moment des individus de différents âges.

b. *Obtention d'imagos féconds d'*Acyglossa pollinosa.

Après avoir réalisé de nombreuses et minutieuses dissections de l'hôte (*Barbitistes fischeri*) j'avais accumulé de multiples données sur la biologie larvaire d'*Acyglossa pollinosa* et appris que les imagos, ovipares, déposaient leurs œufs dans les Sauterelles, comme l'attestait la présence d'œufs à l'intérieur de leur cavité générale. Mais aucune des pupes mises en élevage n'ayant éclos, malgré les traitements variés auxquels je les avais soumises, je me trouvais dans l'impossibilité de propager ce parasite et de le nommer. Prenant le problème à l'envers, je recherchais ce Diptère inconnu dans la nsture. D'après la morphologie larvaire, je supposais que cette espèce appartenait à la famille des Anthomyiidés. Connaissant les localités fréquentées par le parasite (grâce au pourcentage de parasitisme larvaire), sachant que la femelle devait introduire ses œufs dans l'hôte — donc sauter sur ce dernier — sachant que cela devait se passer entre la date d'apparition des Sauterelles et celle à laquelle les parasites se rencontrent dans les hôtes, j'essayais d'observer l'infestation sur le terrain. De plus, je capturais les Anthomyiidés que je rencontrais pour les mettre en présence des *B. fischeri*. Je parvins ainsi à récolter un Anthomyiidé qui, enfermé avec un *B. fischeri*, lui sauta dessus et l'infesta. Disséqué, cet hôte montra des œufs identiques à ceux obtenus antérieurement. L'expérience refaite, et après développement du parasite, je pus constater l'entière similitude de ce matériel larvaire et de celui recueilli par dissections.

Cette méthode, imposée par les circonstances, permit l'identification de ce Diptère et me fournit le seul moyen actuel d'obtenir des imagos en vue de la propagation du parasite. Les Mouches sont recherchées du 1er au 30 avril, capturées au filet et transportées dans des piluliers obturés par un voile. Au laboratoire, dans un couvercle de tube Borrel tapissé de papier filtre et recouvert d'un verre de montre, elles vivent une semaine environ. Une bande de papier filtre est humectée deux fois par jour d'eau glucosée. Les Mouches capturées sont fécondées et prêtes à pondre. On ignore leur âge et la date de leur fécondation, aussi, certains aspects de la vie imaginale ne peuvent être précisés. Cependant la connaissance de la date de l'infestation permet de suivre chronologiquement la vie larvaire.

c. *Obtention des imagos et planidia de* Symmictus costatus.

Le Némestrinidé *S. costatus* est une espèce localisée qui dépose des œufs non incubés sur des supports déterminés. Une fois la station connue, il n'y a aucune difficulté à récolter imagos et œufs.

Je ne suis parvenu ni à conserver en vie ni à faire accoupler les imagos.

J'ai donc ramassé, aur les supports de ponte, quantité d'œufs qui, rapportés au laboratoire, éclosent facilement et donnent des planidia infestant. Des paquets d'œufs agglomérés sont détachés et transportés dans des piluliers. Au laboratoire, ils peuvent être placés à l'étuve humide ou conservés dans les conditions ambiantes. Après éclosion, les planidia sont maintenus à la température du laboratoire pendant une semaine, ou plus longtemps à basse température; ils sont alors réchauffés avant utilisation.

II. TECHNIQUES DE CONTAMINATION

1. Par l'imago (*Acemyiina* et *Acyglossa pollinosa*).

Un hôte, d'espèce, de stade, de sexe et de taille convenablement choisis et déterminés, est mis en présence d'une femelle féconde du parasite dont la vie antérieure est la mieux connue possible (âge, date de fécondation, date du début de la ponte, nombre de pontes déjà effectuées, etc.).

Les deux Insectes sont placés dans un couvercle de tube Borrel dont le fond est tapissé d'un papier filtre qui facilite la sustentation de la Mouche et de l'hôte et absorbe les régurgi-

Source : MNHN, Paris

tations fréquentes de ce dernier. Le récipient d'expériences est fermé par un verre plan et transparent qui permet de suivre, sous la loupe binoculaire, le déroulement de l'infeststion[1]. Les diverses phases peuvent être chronométrées.

2. Par le planidium *(Némestrinidés).*

Des planidia, manipulés à l'aide d'un pincesu humide, sont placés en divers points de la surface du corps d'un hôte déterminé et immobilisé par deux bandes de papier adhésif. Le comportement est suivi sous la loupe et chronométré jusqu'à la pénétration complète ou la mort de la larve.

III. DEVENIR DES HÔTES INFESTÉS

1. Examen après contamination.

Tout de suite aprés l'infestation l'hôte est retiré de l'enceinte, anesthésié au CO_2 et soumis, à l'aide de la loupe binoculaire, à un examen détaillé qui permet de préciser, entre autres, le nombre, la nature, l'emplacement des œufs déposés (dans le cas d'infestation par *Ceracia mucronifera*), le nombre et la localisation des perforations (dans le cas d'infestation par *Acyglossa pollinosa*). Je complète ainsi les informations apportées par l'observation directe de l'infestation.

2. Utilisation des hôtes infestés.

Selon le but de l'infestation, les bôtes peuvent être disséqués tout de suite ou placés en observation. Dans ce cas, chaque individu est isolé dans une petite cage portant le numéro de l'expérience.

Les jeunes Ortboptères (larves de *Barbitistes fischeri* et d'*Anacridium aegyptium*) furent conservés dans des boîtes de Pétri de 5 cm de diamètre ou des couvercles de tube Borrel clos par un verre de montre et tapissés sur le fond de papier filtre. Ces petits récipients facilitent le maintien d'un degré élevé d'bumidité favorable aux mues et présentent le grand avantage de permettre — du fait de leur transparence — un examen rapide.

Ces bôtes sont inspectés deux fois par jour afin de noter les dates de leurs mues, de leur mort et des sorties éventuelles de larves.

Aprés la première mue qui suit l'infestation par des *Acemyiina,* l'exuvie est étudiée attentivement afin d'établir la destinée des œufs qui avaient été collés sur le tégument. De même, les exuvies des bôtes qui montrent un pore respiratoire s'ouvrant à l'extérieur sont observées avec soin.

L'autopsie de l'hôte, qu'elle soit pratiquée immédiatement après l'infestation ou différée, est faite dans les mêmes conditions que précédemment. Elle est facilitée par le fait de savoir à l'avance le nombre d'œufs qui ont été déposés ou le nombre de larves qui ont pénétré et par couséquent le nombre de larves et d'exuvies qu'il y a lieu de rechercber.

C. OBSERVATIONS SUR LE TERRAIN

En dehors de la récolte des bôtes, des obaervations aussi nombreuses et précises que possible ont été réalisées sur le terrain, en vue d'analyser tous les aspects du parasitisme qui ne peuvent être étudiés su laboratoire.

En particulier, ces observations sont indispensables pour connaître divers aspects de la vie imaginale des Diptères (dates d'apparition et de disparition, activité nycthémérale, comportement de relation, comportements trophique et génésique, etc.), pour diagnostiquer l'existence des comportements particuliera des bôtes contaminés, pour préciser les conditions écologiques des biotopes, etc.

Lors de chaque sortie, l'ensoleillement et les vents ont été appréciés de manière subjective, la température et l'bumidité mesurées au niveau du sol à l'aide d'un thermobygrographe. Dans ce qui suit, les beures des observations biologiques et météorologiques sont exprimées en temps légal.

1. C'est, à quelque chose près, la technique de Dupuis (1963 : 20 et 214).

Source : MNHN, Paris

D. MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

En dehors de la simple infestation des hôtes, j'ai procédé à diverses études expérimentales au laboratoire. Cette expérimentation assez variée a fait appel à des méthodes relativement simples :

— le comportement d'infestation a été testé en mettant en présence des parasites normaux avec des hôtes expérimentaux (hôtes camouflés, peints à la gouache, amputés de diverses parties du corps, voire sectionnés) ou avec des leurres ou bien en plaçant des hôtes normaux avec des parasites expérimentaux (parasites à yeux vernis, à antennes sectionnées);

— la spécificité parasitaire a été étudiée en présentant aux femelles des hôtes divers, en essayant de déposer des œufs ou des larves sur le corps d'hôtes inhabituels, en procédant à la transplantation opératoire de larves d'un hôte à un autre (LÉONIDE 1961 *b*), etc.

Ces méthodes seront précisées, à propos de leur utilisation en vue de résoudre des problèmes particuliers, dans les chapitres correspondants.

E. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

I. NATURE, ORIGINE, IMPORTANCE NUMÉRIQUE

Nature : par matériel étudié, il faut entendre non seulement tous les stades (œufs, larves, pupes, imagos) et toutes les formations annexes (exuvies) des parasites mais aussi les hôtes infestés qui nous intéressent par les lésions et les réactions diverses (pores, siphons) liées au parasitisme.

Origine : dans sa majorité, ce matériel provient de récoltes faites en Provence, particulièrement dans les départements du Var et des Bouches-du-Rhône. Les zones prospectées comprennent une bande littorale s'étendant de Hyères au Rhône (régions de Toulon, Marseille, plaine de Crau) et diverses localités situées plus à l'intérieur des terres (haut Var, Vaucluse). Une partie du matériel est originaire d'autres régions de France, en particulier de la Station de Parasitologie expérimentale et comparée de Richelieu (Indre-et-Loire) ; quelques récoltes ont été faites dans les Hautes-Alpes (Saint-Véran) et divers matériaux m'ont été adressés de la Loire, la Creuse et la Nièvre par des collègues.

Importance numérique : les listes des Orthoptères disséqués et infestés par les divers parasites, des Diptères capturés ou obtenus *in vitro*, des hôtes infestés *in vitro*, des expériences de comportement et autres sont données dans les Tableaux I A, I B et II.

J'ai disséqué, en outre, sans résultat les espèces suivantes [1] :

Acridoidea : Paratettix meridionalis (Ramb.) (8), *Prionotropis rhodanica* Uv. (3), *Podisma pedestris* (L.) (32), *Psophus stridulus* (L.) (4), *Locusta migratoria* L. (76), *Aiolopus thalassinus* (F.) (3), *A. strepens* (Latr.) (179), *Acrida mediterranea* Dirsh (3), *Stenobothrus lineatus* (Panz.) (26), *Stenobothrus* sp. (4), *Chorthippus dorsatus* (Zett.) (1), *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.) (1), *Arcyptera kheili* Azam (46), *Arcyptera sp.* (21), *Ramburiella hispanica* (Ramb.) (1).

Ensifera : Tylopsis liliifolia (F.) (66), *Phaneroptera quadripunctata* Brun. (20), *Meconema thalassina* (De Geer) (2), *Conocephalus fuscus* (F.) (3), *Homorocoryphus nitidulus* (Scop.) (15), *Tettigonia viridissima* L. (80), *Antaxius pedestris* (F.) (59), *Yersinella raymondi* (Yers.) (8), *Pholidoptera grisoaptera* (De Geer) (4), *Platycleis tessellata* (Charp.) (15), *Platycleis sp.* (larves) (6), *Decticus albifrons* (F.) (155), *Saga pedo* (Pall.) (5), *Ephippiger terrestris* (Yers.) (15), *Ensifera sp.* (larves) (68).

Au total, j'ai disséqué 3 325 *Ensifera* et 8 316 *Caelifera* soit 11 641 Orthoptères et obtenu 1 103 hôtes infestés dans la nature.

II. DÉTERMINATION

La détermination des Orthoptères adultes, réalisée à l'aide de la Faune de CHOPARD (1952) [2], n'a pas posé de problème majeur. Un certain nombre de mes déterminations ont d'ailleurs été vérifiées par cet auteur.

1. J'indique entre parenthèses, pour chaque espèce, le nombre d'individus disséqués.
2. Pour préciser leur position systématique, j'ai utilisé le travail de CHOPARD (1949) et celui de DIRSH (1961).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I A. — **Matériel utilisé**

Espèces hôtes *CAELIFERA*	Nombre d'individus disséqués	Nombre d'individus parasités par					
		Symmictus costatus Loew	*Ceracia muconifera* Rond.	*Acemyia acuticornis* Meig.	*Myiothyria benoisti* Mesn.	*Acemyiina sp.*	Tachinaire *sp.*
F. TETRIGIDAE :							
Tetrix subulata (L.)	49	–	–	–	–	–	12
Tetrix vittata Zett.	222	–	–	–	–	–	18
F. PYRGOMORPHIDAE :							
Pyrgomorpha conica (Oliv.)	110	–	–	–	9	–	–
F. CATANTOPIDAE :							
Pezotettix giornai (Rossi)	473	–	–	4	–	–	–
Anacridium aegyptium (L.)	331	–	109	–	–	–	–
Calliptamus italicus (L.)	1.341	115	–	7	–	–	–
F. ACRIDIDAE :							
Subfam. OEDIPODINAE :							
Oedaleus decorus (Germ.)	478	14	–	6	–	–	–
Oedipoda coerulescens (L.)	938	74	–	8	–	–	–
Oedipoda germanica (Latr.)	359	–	–	43	–	–	–
Sphingonotus coerulans (L.)	132	–	–	2	–	–	–
Acrotylus insubricus (Scop.)	190	–	–	–	–	4	–
Subfam. ACRIDINAE :							
Omocestus ventralis (Zett.)	143	–	–	2	–	–	–
Stauroderus scalaris (Fisch. Waldh.)	78	–	–	–	–	1	–
Chorthippus g. mollis-bicolor	742	–	–	28	–	–	–
Chorthippus biguttulus (L.)	74	–	–	2	–	–	–
Chorthippus longicornis (Latr.)	113	–	–	10	–	–	–
Chorthippus sp.	209	–	–	4	1	–	–
Euchorthippus declivus (Bris.)	153	–	–	7	–	–	–
Euchorthippus pulvinotus (F.W.)	457	–	–	1	–	–	–
Gomphocerus rufus (L.)	338	–	–	1	–	–	–
Dociostaurus maroccanus (Thunb.)	892	242	–	–	–	–	–
Dociostaurus genei (Osck.)	86	2	–	–	–	–	–
TOTAL	7.908	447	109	135	10	5	30

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I B. = Matériel utilisé

Espèces hôtes *ENSIFERA*	Nombre d'individus disséqués	Nombre d'individus parasités par				
		Némestrinidé sp.	*Acyglossa pollinosa* Vill.	*Anthomyiidé sp.*	*Plesiocastrus leonidei* Mesn.	*Acemyiina sp.*
F. PHANEROPTERIDAE :						
Leptophyes punctatissima (Bosc)	6	–	–	1	–	–
Barbitistes fischeri (Yers.)	1.923	–	309	–	–	1
Orphania denticauda (Charp.)	1	–	–	1	–	–
F. TETTIGONIIDAE :						
Pholidoptera chabrieri (Charp.)	27	–	–	–	1	–
Pholidoptera femorata (Fieber)	29	1	–	–	1	–
Platycleis denticulata (Panz.)	157	5	–	–	1	–
Platycleis affinis Fieber	156	1	–	–	1	–
F. EPHIPPIGERIDAE :						
Ephippiger provincialis (Yers.)	55	1	–	–	5	–
Ephippiger ephippiger (Fiebig)	450	–	–	1	32	–
TOTAL	2.804	8	309	3	41	1

TABLEAU II. — Matériel utilisé

Nombre	*Acyglossa pollinosa* Vill.	*Ceracia mucronifera* Rond	*Acemyia acuticornis* Meig.	*Myiothyria benoisti* Mesn.	*Plesiocastrus leonidei* Mesn.	*Symmictus costatus* Loew
D'expériences de transplantation	42	93	–	–	–	1
D'expériences d'accouplement	7	420	–	–	–	1
De femelles accouplées	0	92	–	–	–	0
D'expériences d'infestation	364	310	–	–	–	40
D'hôtes réellement infestés *in vitro*	182	209	12	–	–	17
D'œufs déposés	2.000	1.646	64	–	–	–
De mouches obtenues en élevage	0	507	10	5	4	14
De mouches capturées dans la nature	148	0	3	0	0	501

Source : MNHN, Paris

La détermination des Orthoptères larvaires a été plus délicate. J'ai été conduit, pour plusieurs espèces (*Barbitistes fischeri, Ephippiger provincialis, Dociostaurus maroccanus, Oedipoda coerulescens*) à réaliser des élevages afin d'obtenir une collection de référence avec échantillons des différents stades et sexes et à définir des caractères morphologiques propres à chaque stade et facilement utilisables. Cette dernière étude a été entreprise en détail pour *Barbitistes fischeri* (cf. Chap. II).

La détermination des imagos de Diptères a été faite, au début de mes recherches, par les divers spécialistes (HENNIG pour les Anthomyiidés, TIMON-DAVID pour les Némestrinidés, MESNIL et HERTING pour les Tachinidés). Par la suite, j'ai déterminé mon matériel par comparaison avec les imagos (et leur *genitalia* en préparation microscopique) nommés par les spécialistes et à l'aide des ouvrages de MESNIL (1965), SACK (1933) et SÉGUY (1923).

Pour tous les Diptères, la détermination à l'état larvaire revêt dans le cadre des recherches parasitologiques une importance primordiale. En effet, lorsqu'à l'ouverture d'un Orthoptère on trouve une larve parasite, l'on n'a pas d'autre moyen d'identification que celui d'utiliser les caractères de sa morphologie — l'adulte ne pouvant plus être obtenu. Cette détermination n'est possible qu'après avoir établi au préalable la filiation — par les méthodes ascendante ou descendante — des différents stades de l'œuf à l'adulte d'une espèce donnée, entrepris la description de ces différents stades préimaginaux et nommé l'imago. Il importe de rechercher les structures morphologiques particulières aux diverses entités systématiques et propres à chacun — ou tout au moins à l'un — des stades. Cela est plus ou moins réalisable. Au niveau familial ou tribal, la détermination est aisée (voir Section « morphologie préimaginale » de chaque chapitre). Au niveau générique ou spécifique, la détermination des stades larvaires reste, à l'heure actuelle, aléatoire tant que la morphologie comparée des diverses espèces congénères n'aura pas été établie. Ces questions de morphologie larvaire seront étudiées dans les chapitres relatifs aux divers Diptères acridiophages.

III. INDEXATION

Vu l'abondance et les origines variées du matériel étudié, une indexation précise a été nécessaire.

J'ai enregistré le matériel obtenu dans la nature de la manière suivante : sur les pages de droite d'un cahier, j'ai porté les dissections quotidiennes des Orthoptères sous forme de tableaux dans lesquels figurent : le nom de l'espèce disséquée, le sexe et le stade, le nombre d'individus, les localité et date de capture et le résultat. Lorsque l'Orthoptère n'héberge pas de parasite, on porte la mention « sain » dans la colonne « résultats ». Dans le cas contraire, on indique une référence d'enregistrement et un seul individu est inscrit.

Sur les pages de gauche sont reportées les références désignant l'appartenance de l'échantillon au matériel récolté sur le terrain et le numéro d'enregistrement. Chaque référence est accompagnée des renseignements se rapportant au cas enregistré tant en ce qui concerne l'hôte (résultat de l'examen externe et de l'autopsie) que le parasite lui-même (heures et dates de sortie des larves, de formation des pupes, des éclosions).

J'ai également consigné les comptes rendus des observations faites dans la nature et indexé, à l'aide de combinaison de lettres, les Diptères espturés.

Les comptes rendus d'expériences et le matériel expérimental ont été référencés à l'aide de la lettre « E » suivie du numéro d'enregistrement. Le compte rendu comporte les renseignements suivants :

— origine du matériel (larve ou imago obtenu à partir d'hôtes ou espturé sur le terrain);

— but, technique et déroulement de l'expérience;

— résultats immédiats (description du comportement) et à long terme (dans les cas d'infestation *in vitro*, histoire de l'hôte et du parasite, croissance, mues, durées de vie, autopsie, etc.).

J'ai dû également établir un véritable « état civil » des imagos. Chaque Mouche y est enregistrée à l'aide de sa référence en lettres pour celles capturées dans la nature et par la référence de l'hôte — avec en indice un numéro individuel lorsque plusieurs parasites proviennent du même Orthoptère — pour celle obtenues à partir d'un hôte. Cette référence permet de retrouver l'origine de l'imago et tout renseignement s'y rapportant. J'indique pour chaque Mouche : le sexe, les dates et heures d'éclosion et d'accouplement, la référence et l'âge du conjoint, la date du début de la ponte — avec référence des expériences — la date de la mort, la durée de vie, le résultat de l'autopsie (pour les femelles, en particulier : nombre et état des œufs contenus, le cas échéant, dans l'appareil génital).

En résumé, l'application des méthodes définies dans le présent chapitre a permis d'accumuler de nombreux renseignements originaux sur la biologie des Diptères acridiophages qui avait fait l'objet, à travers le monde, de travaux antérieurs. Cela prouve qu'une recherche menée systématiquement à l'aide de méthodes simples mais bien conduites peut aboutir à des

Source : MNHN, Paris

résultats positifs, même sur un sujet qui n'est pas « neuf ». Ces méthodes, que j'avais conçues dès le début de mes investigations, se précisèrent lorsque j'eus pris connaissance de l'ouvrage de Dupuis (1963). Cet auteur (*l. c.* : 31) estimait que ses méthodes pouvaient être applicables à des recherches sur d'autres Tachinaires. Si donc les données que je vais exposer sur des Tachinaires et autres Diptères ont quelques valeurs qu'il veuille bien y voir une confirmation de son opinion.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

LES ANTHOMYIIDÉS

ÉTUDE D'*ACYGLOSSA POLLINOSA* VILLENEUVE

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 22
A. DONNÉES PRÉLIMINAIRES 22
B. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE 24
C. VIE IMAGINALE 26
I. *Acyglossa pollinosa* dans son milieu naturel 27
1. Chorologie 27
2. Phénologie 27
3. Activité journalière 27
4. Comportement de relation 27
5. Comportement de nutrition 28
6. Abondance 28
II. Sexualité et physiologie de la reprodnction 28
1. Sex-ratio 28
2. Accouplement 29
3. Anatomie et physiologie de l'appareil génital femelle 29
III. Comportement de ponte 30
1. Description du comportement 30
2. Variantes du comportement de ponte 40
3. Réactions de l'hôte 41
4. Perforation et nutrition 42
5. Signification dn comportement de ponte 43
D. VIE PRÉIMAGINALE 44
I. Vie prénymphale 44
1. Phase endoparasitaire 44
2. Phase libre 49
3. Particularités de la vie larvaire 49
II. Nymphose et hivernage 51
E. INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE 51
I. Influence du parasite sur le développement de l'hôte 51
1. Étude en laboratoire 52
2. Étude dans la nature 52
II. Influence du parasite sur l'activité génitale de l'hôte 53
1. Activité ovarienne de l'hôte sain 53
2. Action du parasite sur l'activité génitale femelle 53
3. Action du parasite sur l'activité génitale mâle 55
III. Influence du parasite sur le comportement de l'hôte 56
IV. Lésions internes 56
F. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE 57
I. Spécificité taxinomique 57
II. Stades et sexes de l'hôte infesté 58
G. CONCLUSIONS 58

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Le présent chapitre est consacré à l'étude de la biologie de l'Anthomyiidé *Acyglossa pollinosa* Vill. [1] parasite de *Barbitistes fischeri* (Yers.).

Toutefois, préalablement à l'exposé des faits relatifs à cette espèce, je rappellerai quels sont les Anthomyiidés acridiophages déjà connus et ce que l'on sait de leur biologie. Dans mon étude, je ferai également une place à part aux divers caractères de l'hôte d'*Acyglossa pollinosa*.

A. DONNÉES PRÉLIMINAIRES

1. LES ANTHOMYIIDÉS ACRIDIOPHAGES

Diverses espèces d'Anthomyiidés (ou Muscidés) ont été signalées comme parasites d'Acridiens. La plupart sont parasites d'oothèques ou parasites occasionnels des larves et des imagos (voir Avant-Propos). Des résumés synthétiques de nos connaissances sur les Anthomyiidés entomophages et acridiophages ont été donnés par CLAUSEN (1940 : 418) et GREATHEAD (1963). Chez ce dernier, les Anthomyiidés acridiophages vrais se réduisent à deux espèces.

Acridomyia sacharovi Stack., première espèce reconnue comme endoparasite véritable, fut élevée de *Locusta migratoria* L. en U.R.S.S. par OLSOUFIEV (1929) et RUKAVISHNIKOV (1930). Elle a été retrouvée en France dans les Landes de Gascogne lors de l'invasion de *L. migratoria* de 1945 à 1950 par ARNOUX & REMAUDIÈRE (1946), REMAUDIÈRE (1947), ROEHRICH (1951), CHABOUSSOU & coll. (1947, 1948 *a*, 1948 *b*, 1949). Je n'ai pas observé cette espèce en Provence.

Acridomyia canadensis Snyd. fut recueillie de divers Acridiens en Amérique par SMITH (1944, 1950, 1958, 1961) et par NEWTON (1954). Les principales données sur la biologie de cette espèce ont été établies par le premier auteur (1958).

A ces espèces, il convient d'en ajouter deux autres obtenues récemment d'Orthoptères Ensifères. L'une, espèce nouvelle [2], a été signalée de *Tettigonia viridissima* L. en Israël par KUGLER (*in litt.*). J'ai élevé l'autre, *Acyglossa pollinosa* dont la biologie était inconnue de *Barbitistes fischeri*.

Acridomyia canadensis est une espèce univoltine dont les imagos se rencontrent de la mi-juin à la fin septembre. *A. sacharovi* présente trois générations : deux estivales et une hivernante.

Les renseignements concernant l'activité des imagos, l'accouplement, la nutrition, l'activité journalière sont quasi inexistants. La physiologie de la fonction femelle est mal connue; la productivité d'*A. sacharovi* est d'environ deux cents œufs, la période de maturation des œufs de trois à cinq jours.

Le comportement de ponte, observé chez *A. sacharovi* par RUKAVISHNIKOV (1930) et chez *A. canadensis* par SMITH (1958), est intéressant. Ces deux espèces sont ovipares. La femelle, placée à côté de l'abdomen de l'hôte, perce une membrane intersegmentaire à l'aide de sa trompe munie d'un appareil perforateur manquant chez le mâle. Cette perforation, qui permet au parasite de se nourrir aux dépens de l'hémolymphe (RUKAVISHNIKOV *l.c.* et SMITH *l.c.*), est mise à profit pour l'introduction de l'oviscapte et la ponte, dans le corps de l'hôte, de plusieurs œufs non incubés.

La vie larvaire ne montre pas de manifestations biologiques complexes. Les larves des trois stades, non fixées, ne présentent pas de localisation définie. Elles sont grégaires. SMITH (1958 : 249) en a dénombré jusqu'à 70 dans un hôte d'*A. canadensis;* chez *A. sacharovi* RUKAVISHNIKOV (1930 : 256) en a compté jusqu'à 157 et REMAUDIÈRE [d'après ROEHRICH (1951 : 489)] 185 dans une femelle. En moyenne, on trouve une trentaine de larves d'*A. sacharovi* par hôte. La durée du développement est de 11 à 14 jours chez *A. sacharovi* (cf. RUKAVISHNIKOV 1930). Elle n'est pas connue chez *A. canadensis*, SMITH (1958) n'ayant pas réussi

1. Détermination du docteur HENNIG. Ce diptère avait été précédemment nommé *Acrostilpna sp.*, nom sous lequel j'ai publié une note préliminaire (1963). Cf. HENNIG (1966 : 73-75).

2. HENNIG (*in litt.*) vient de la nommer *Tettigoniomyia kugleri n. gen., n. sp.* Sa description est en cours.

Source : MNHN, Paris

à propager ce parasite. Les diverses larves d'*A. sacharovi* bébergées par un hôte se développent en même tempa (Olsoufiev 1929 et Remaudière 1946). Roehrich (1951 : 489) a observé le contraire. Nous verrons ce qu'il y a lieu d'en penser. Les renseignements aur la nutrition sont peu nombreux.

Les lésions provoquées cbez l'hôte semblent faibles ou nulles. En fait, les données bibliographiques sont contradictoires (voir Chap. vi). Arnoux & Remaudière (1946 : 58) notent une atrophie des sacs aériens abdominaux.

La sortie des larves mûres d'*A. sacharovi*, qui a'effectue à travers les membranes intersegmentaires de l'abdomen (Olsoufiev, 1929, remarque que la membrane collaire n'est jamais utilisée), provoquerait une grande mortalité parmi les hôtes (voir Chap. vi).

Chez *A. canadensis*, les pupes se forment immédiatement et passent un ou plusieurs hivers dans le aol. Chez *A. sacharovi*, les pupes constituées en juillet donnent des adultes la même année. La durée de la vie nymphale est, d'après Rukavishnikov (1930 : 257), de 22 à 26 jours. Les pupes de septembre et octobre pasaent l'hiver en terre. Chez ces espècea, il existe une forme de résistance : la pupe en diapause. Cette dernière peut être longue et difficile à rompre. Roehrich (1951 : 489) a obtenu des éclosions d'*A. sacharovi* au bout de 19 mois. Smith (1958) note que des traitements à basse température ne sont pas efficaces pour rompre la diapause. Il a pu obtenir des éclosions d'*A. canadensis* au bout de 637 jours.

II. INFORMATIONS SUR LA CONNAISSANCE DE *BARBITISTES FISCHERI* (YERS.)

1. Donnéa sur la biologie.

Barbitistes fischeri (*Ensifera Phaneropteridae*) est une espèce localisée, signalée dn Snd de la France, de l'Espagne, du Portugal par Brunner (1882), Kirby (1906), Burr (1910), Chopard (1952); on ne la trouve ni en Allemagne (Zacher 1917), ni en Yougoslavie (Miksic 1962).

Il n'y a pas lieu de rapporter ses caractères taxinomiques; je rappellerai seulement qu'il s'agit d'une espèce aptère (elle présente deux rudiments d'élytres qui différencient un appareil stridulant fonctionnel chez le mâle), remarquable par le développement de son abdomen mou qui donne à la Sauterelle son aspect lourd et « ventru ».

Cette espèce n'est pas rare en Provence au mois de mai, en particulier dans les régions marseillaise, toulonnaise et des Maures (Favard 1962 : 67). Certaines années on observe de véritables pullulations dans divers petits bassins que délimitent les massifs cristallins des Maures (région de la Motte, Cogolin, Grimand). Finot (1890), Chopard (1952) rapportent les invasions notoires de 1888 et 1935.

En 1888, Valéry Mayet a décrit sous le nom de *berenguieri* une forme caractérisée par la pigmentation foncée et noire du tégument. On la considère généralement comme résultant du grégarisme (Korsakoff 1945, Chopard 1952, Favard 1962). Je n'en ai pas tenu compte dans mes déterminations — le parasite ne faisant aucune différence entre celle-ci et la forme typique.

On trouve des renseignements biologiques concernant *B. fischeri* dans Korsakoff (1945), Chopard (1952) et Favard (1962). J'ai étudié en détail certains aspects insuffisamment connus de la biologie, en particulier différents aspects de la vie larvaire (durée de chaque stade), de l'éthologie et de l'écologie, dans les localités où j'ai travaillé.

Voici résumé, à partir des données bibliographiques complétées par mes observations, l'essentiel du cycle de cette Sauterelle.

L'éclosion débute en mars et s'échelonne jusqu'en avril. Les larves I et II se tiennent immobiles au soleil sur les fleurs, quelquefois sur les feuilles et les tiges de la végétation. Au bout d'un certain temps, ces jeunes larves émigrent sur la végétation arbustive parmi laquelle les espèces les plus fréquentées, dans les régions marseillaise et toulonnaise, sont *Quercus coccifera* L., *Q. ilex* L., *Q. pubescens* Willd., *Cistus monspeliensis* L., *C. salviaefolius* L., *C. albidus* L., *Erica arborea* L., *Calycotome spinosa* Link, *Phillyrea angustifolia* L., etc. Cette migration, liée à un phototropisme négatif s'accroissant avec l'âge, avait déjà été constatée (Favard 1962 : 67). Après avoir aubi cinq mues, et non quatre chez le mâle comme le pensait Korsakoff (1945 : 75), les *B. fischeri* des deux sexes deviennent adultes. Chaque « intermne » dure en moyenne 8 jours à la température du laboratoire (20 °C). Sur un lot de 50 individus, la durée moyenne des stades II, III, IV et V a été respectivement de 8,3; 7; 7,2 et 9,1 jours. Cependant, certains individus muent au bout de 6 jours, d'autres au bout de 10. Ces variations sont indépendantes du sexe. La mue intervient *in vitro* à n'importe quelle heure du jour et de la nuit. Les adultes apparaissent fin mai et se rencontrent jusqu'en juillet, parfois en août

Source : MNHN, Paris

dans les localités élevées (massif de la Sainte-Baume). La ponte a lieu dans le sol et l'éclosion au mois de mars de l'année suivante. La physiologie de la fonction femelle sera évoquée p. 53.

2. Détermination des stades larvaires.

Pour les besoins de l'étude biologique d'*Acyglossa pollinosa*, j'ai dû préciser les caractères morphologiques qui permettent d'identifier rapidement les divers stades larvaires de l'hôte. Les descriptions qui suivent ont été réalisées d'après des *Barbitistes fischeri* conservés au laboratoire. Les caractères donnés sont ceux correspondant, pour chaque stade, à une Sauterelle venant de muer.

Les larves sont de couleur verte, du vert tendre au vert foncé, ponctuée de noir. Leur allure générale ressemble à celle de l'adulte, les pattes et les antennes étant, toutes proportions gardées, beaucoup plus grandes.

Stade I : pronotum plus court que large; métafémurs deux fois plus longs que l'abdomen; oviscapte, non encore constitué, réduit à six expansions lamellaires non contiguës.

Stade II : pronotum sub-carré; fémurs ne dépassant plus l'abdomen que du tiers de leur longueur; oviscapte constitué par l'accolement de six lamelles ne dépassant pas l'extrémité abdominale.

Stade III : pronotum plus long que large; pas de ptérothèques bien individualisées; oviscapte dépassant de 2 à 3 mm l'extrémité de l'abdomen.

Stade IV : apparition des ptérothèques vert clair; pronotum et oviscapte plus longs que dans le stade précédent; cerques du mâle ne se touchant pas à leur extrémité.

Stade V : ptérothèques antérieures noires et débordant plus nettement sous le pronotum; oviscapte fresque aussi long qu'à l'état adulte, mais extrémité distale non dentée; chez le mâle, plaque sous-génitale fortement carénée et cerques se touchant à leur extrémité.

B. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE

Je décrirai les stades préimaginaux d'*Acyglossa pollinosa* qui n'ont encore jamais fait l'objet d'une étude morphologique.

I. L'ŒUF (fig. 1)

Les œufs, obovales — la section est circulaire — non arqués, de couleur blanc laiteux, mesurent de 500 à 625 μ de long et 200 à 250 μ dans leur grand diamètre.

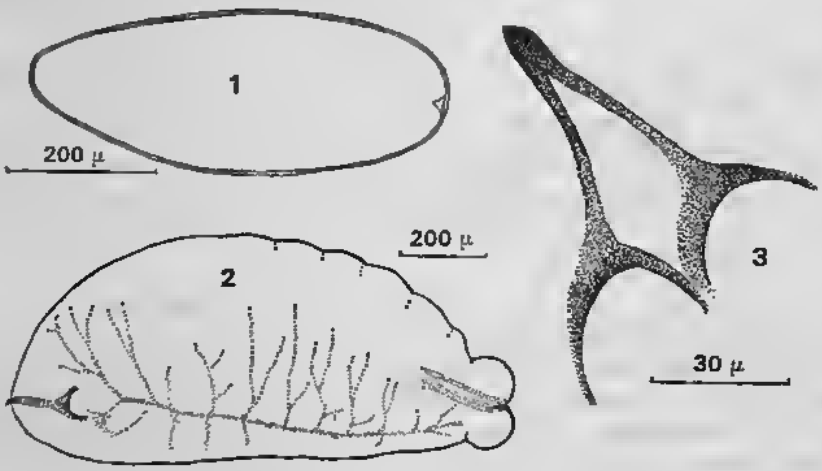

FIG. 1-3. — Stades préimaginaux d'*Acyglossa pollinosa*

1. Œuf; noter le micropyle. — 2. Larve I; observer la ramification antérieure et postérieure du tronc trachéen latéro-longitudinal figuré et les « oreillettes » postérieures. — 3. Pièces buccales I, vue dorso-latérale.

Le chorion est de faible épaisseur (inférieure à 1 μ) et on ne distingue ni crypte respiratoire ni réticulation.

Le micropyle est bien visible, dans les œufs non embryonnés, sous forme d'un entonnoir large de 6 μ, situé au pôle le plus large qui est donc le pôle antérieur.

Source : MNHN, Paris

II. LA LARVE I (fig. 2)

La larve I, petite, translucide, est longue de 370 à 500 μ à la naissance et de 1,75 à 1,9 mm, au terme de son développement. La largeur passe de 200 à 500 μ.

Le tégument transparent ne montre aucune spinulation. La segmentation est peu visible. On compte cependant le pseudocéphalon et onze segments. Le mamelon maxillo-antennaire est très saillant.

Deux particularités sont à noter. La larve est apneustique et l'on ne relève aucun vestige de stigmates, même non fonctionnels; il existe deux troncs trachéens longitudinaux qui se ramifient à leurs extrémités, antérieure et postérieure. Dans la région postéro-ventrale, l'anus s'ouvre sous forme d'une fente longitudinale entre deux grosses « oreillettes » hémisphériques (d'un diamètre de 100 μ) dont j'ignore la signification; divers examens microscopiques m'ont permis de constater l'absence de troncs trachéens ou de réseaux trachéolaires dans ces formations.

L'armature hucco-pharyngienne est typique (fig. 3). De très petite taille (longueur variant de 83 à 96 μ), elle est réduite à un crochet médian impair constitué par l'accolement antérieur de sclérites allongés représentant, sans doute, les pièces intermédiaires. En arrière, on trouve deux ailes dorsales et ventrales, rudimentaires, courtes, étroites, faisant entre elles un angle ouvert. Toutes ces parties sont étroitement soudées.

III. LA LARVE II

La larve II est blanche. Sa longueur passe de 1,75 à 3,85-4 mm et son diamètre de 0,5 à 1,7 mm.

Le tégument est transparent, dépourvu de spinulation; la segmentation est bien visible. Le pseudocéphalon comporte un mamelon antennaire fortement saillant.

La larve paraît apneustique. Je ne suis pas parvenu à trouver trace d'une formation stigmatique, même non fonctionnelle.

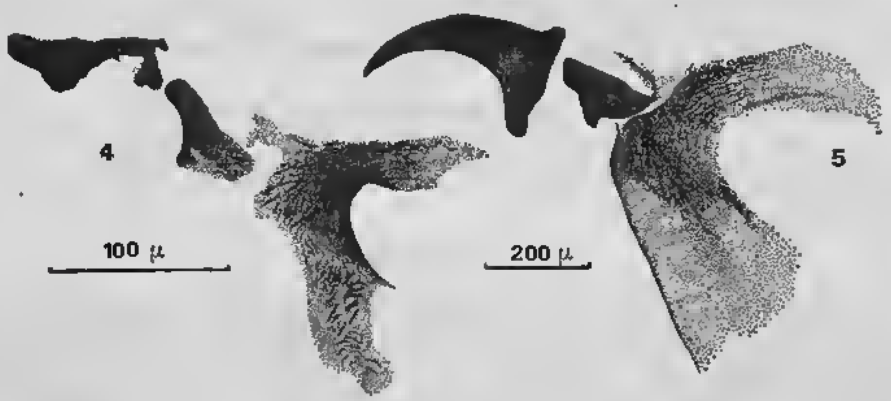

FIG. 4-5. — Pièces buccales des larves d'*Acyglossa pollinosa*

4. Stade II. — 5. Stade III.

L'anus s'ouvre toujours entre deux « oreillettes » hémisphériques situées dans la région postéro-ventrale de l'abdomen.

Les pièces buccales, particulières, comportent plusieurs pièces mobiles, grossièrement sclérifiées (fig. 4) : une paire de crochets buccaux en forme de « sabot », arrondis à l'extrémité, une paire de pièces intermédiaires ayant une inclinaison opposée à celle des crochets et réunies entre elles par un pont ventral, les ailes dorsales et ventrales de forme assez fluctuante; l'aile ventrale est généralement plus développée que l'aile dorsale.

Source : MNHN, Paris

IV. LA LARVE III

La larve III mesure au terme de sa croissance 7,5 × 3 mm. Sa couleur est blanche.

La segmentation est bien visible, le tégument transparent inerme. Le pseudocéphalon porte un mamelon antennaire saillant.

Le huitième segment abdominal est aplati dorso-ventralement et arrondi. L'anus, visible à la face ventrale, est immédiatement précédé d'une plaque tégumentaire.

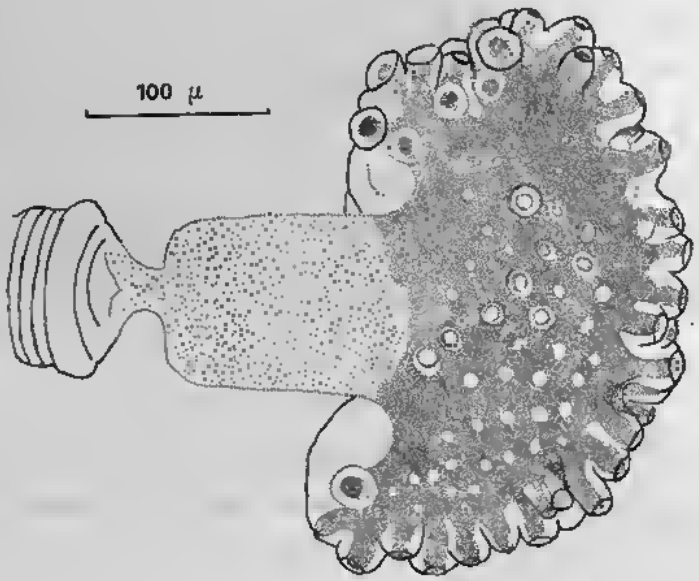

Fig. 6. — Stigmate postérieur de la larve III d'*Acyglossa pollinosa*

La larve est amphipneustique. Les stigmates antérieurs, sur le premier segment et les stigmates postérieurs (fig. 6), sur le huitième segment, sont saillants à l'extérieur du tégument. Aplatis, hémisphériques, ils portent sur leur pourtour une frange de nombreuses papilles respiratoires.

La portion hémisphérique du stigmate paraît criblée de perforations.

L'armature buccale (fig. 5) se caractérise par sa paire de crochets buccaux très robustes, sa paire de pièces intermédiaires et ses ailes postérieures qui sont peu sclérifiées, même chez la larve à terme.

V. LE PUPARIUM

Le puparium mesure en moyenne 7 mm de long et 2,5 mm de diamètre. Il est sensiblement fusiforme. Ses extrémités, antérieure et postérieure, sont nettement plus étroites que le centre, arrondies dans le plan frontal, aplaties dorso-ventralement. La face ventrale du puparium est assez plane, la face dorsale convexe. Les cornes stigmatiques antérieures et postérieures sont saillantes. La plaque préanale noire de la larve est bien visible.

C. VIE IMAGINALE

L'observation et la capture de femelles dans la nature, leur dissection et l'obtention du comportement de ponte me permettent d'apporter des données inédites sur bien des aspects de la vie imaginale. Une connaissance plus complète de la biologie imaginale d'*Acyglossa pollinosa* supposerait l'obtention d'imagos d'élevage, c'est-à-dire que l'on sache rompre la diapause nymphale. Faute d'y être parvenu, je n'ai pu étudier l'accouplement, pas plus que divers aspects de la physiologie de la fonction femelle (durée de préoviposition, instant de la fécondation).

Source : MNHN, Paris

I. *ACYGLOSSA POLLINOSA* DANS SON MILIEU NATUREL

1. Chorologie.

Les renseignements que l'on possède sur la distribution géographique et altitudinale d'*Acyglossa pollinosa* sont succincts.

VILLENEUVE (1908 : 204) l'a signalée en Yougoslavie (Croatie) et en Suisse. SÉGUY (1923 : 139) l'indique en France méridionale : Var.

En Provence, je l'ai observée, au moins à l'état larvaire, à peu près dans toute l'aire géographique du *Barbitistes fischeri*, c'est-à-dire dans la zone littorale du département du Var et dans l'est du département des Bouches-du-Rhône : plateau du Camp-du-Castellet, régions d'Hyères (mont Fenouillet), du Pradet-Carqueiranne (massif de la Colle-Noire); environs de Marseille (chaîne de l'Étoile), de Cuges-les-Pins, de Saint-Zacharie, ainsi que dans le massif des Maures (Cogolin).

Sa distribution altitudinale est encore moins connue. Ni VILLENEUVE (1908 : 204), ni SÉGUY (1923 : 139) n'en font mention. J'ai récolté *A. pollinosa* à proximité de la mer jusque vers 400 m d'altitude (col situé sur la route de Saint-Zacharie à Trets). En revanche, je ne l'ai pas trouvée dans le massif de la Sainte-Baume.

2. Phénologie.

Les observations réalisées dans la nature (captures de Mouches, dissections des hôtes) et les résultats des élevages du parasite en laboratoire démontrent l'univoltinisme de ce Diptère.

En Provence, les imagos se rencontrent dans la nature pendant une courte période, du début du mois d'avril aux premiers jours du mois de mai. D'après VILLENEUVE (*l. c.*), *A. pollinosa*, en Croatie et en Suisse, vole en mai.

Les larves se trouvent dans les hôtes dans le courant de la deuxième quinzaine d'avril et jusqu'aux environs de la fin juin, époque à laquelle elles les abandonnent, s'enterrent et se transforment en pupe. *A. pollinosa* passe sous cette forme l'été, l'automne et l'hiver.

En 1965, des individus mâles purent être capturés dès le 2 avril. Les premières femelles ne le furent que le 15, mais elles étaient déjà fécondées et aptes à pondre. La période de ponte, au cours de laquelle on capture le plus grand nombre d'individus, s'échelonne approximativement du 10 avril au 10 mai. C'est au cours de ce mois que l'on constate l'élévation progressive du taux de parasitisme de l'hôte.

La période active, tant imaginale que larvaire, de ce parasite est donc très précoce, uniquement printanière.

3. Activité journalière.

Les renseignements que j'ai recueillis lors d'observations sur le terrain, au cours desquelles 150 Mouches ont été capturées, sont les seuls que l'on ait sur l'activité diurne de ce Diptère.

Les Mouches ne se montrent pas ou peu lorsque le temps est couvert ou froid. Par contre, un vent violent et une forte humidité ne semblent pas perturber leur activité. J'ai pu capturer des individus, une ou deux heures après la pluie pour peu que le soleil brillât.

L'ensoleillement et la chaleur apparaissent essentiels à l'activité diurne, surtout chez les femelles. Lorsque le temps est beau, les Mouches commencent à voleter vers 9 heures du matin, dès que la température de l'air, à 50 cm au-dessus du niveau du sol, approche 25 °C au soleil. Avant cette heure, celles rencontrées sont rares et peu actives, le plus souvent immobiles, posées sur les tiges et les feuilles des arbustes. Après 9 heures, le nombre d'individus observés s'accroît brusquement avec l'élévation de la température et vers 10 heures leur activité est déjà bien marquée. Cette dernière, importante toute la journée, se ralentit et s'arrête dès que le soleil commence à descendre dans le ciel. Au cours de mes observations, où j'ai pu voir des Mouches actives, la température à 1 m au-dessus du sol n'a jamais été inférieure à 20 °C. L'humidité relative, beaucoup plus fluctuante, a varié entre 45 et 65 %.

4. Comportement de relation.

Les Mouches, pendant la journée, restent rarement immobiles. Elles sont peu farouches et volettent d'un vol « mou » et court, caractéristique. Elles « sautent », pendant les heures

Source : MNHN, Paris

chaudes, de feuille en feuille et de branche en branche. Les femelles survolent ainsi, presque sans arrêt, de nombreux arbustes. Il n'est pas invraisemblable de présumer dans cette conduite une recherche de l'hôte.

Les mâles se tiennent plus facilement immobiles sur les sommités élevées des arbustes. De là, ils se jettent sur tout ce qui bouge. Je n'ai pu savoir si cette attitude correspondait à la recherche du partenaire sexuel.

Lorsque les Mouches se posent, elles le font sur des fleurs, et plus fréquemment sur des arbustes dont la hauteur varie entre 30 cm et 1,50 m au-dessus du sol. J'ai rarement vu des Mouches s'élever plus haut; je n'en ai jamais vu à même le sol. Elles reposent, la plupart du temps, horizontalement, sur la face supérieure des feuilles. Accidentellement on peut les voir s'accrocher verticalement sur une branche.

Les fleurs sur lesquelles j'ai vu des imagos d'*A. pollinosa* sont celles d'*Euphorbia characias* L., de *Daphne gnidium* L. et une fleur de Composée non identifiée. Les autres végétaux sur lesquels on rencontre les imagos sont des plantes ligneuses qui reflètent la composition floristique de la localité et sur lesquelles se tiennent les *Barbitistes fischeri* (voir p. 23).

5. Comportement de nutrition.

Le problème de la nutrition des imagos revêt chez *Acyglossa pollinosa* un intérêt particulier vu le comportement de la femelle. Lors de l'infestation de l'hôte *in vitro*, celle-ci perfore le tégument avec sa trompe et fait sourdre de l'hémolymphe qu'elle lèche (voir p. 42).

Mais il était intéressant, dès à présent, d'étudier le comportement de cette Mouche dans la nature, du point de vue de la nutrition. Je n'ai aperçu qu'une fois une femelle attaquant un *Barbitistes fischeri*. En revanche, j'ai observé, à de multiples reprises, mâles et femelles butiner les exsudations des inflorescences d'*Euphorbia choracias* et de *Daphne gnidium*. Les individus des deux sexes se rencontrent, dès 9 heures du matin et tout au long de la matinée et du début de l'après-midi, sur les inflorescences. Pendant la prise de nourriture, la Mouche est immobile, seule la trompe dévaginée se promène sur les fleurs. Cela peut durer 15 minutes sans interruption. Puis la Mouche s'en va sur une autre fleur ou une autre inflorescence. Au laboratoire, elles acceptent l'eau glucosée.

6. Abondance.

L'estimation de l'abondance de la population, chez *Acyglossa pollinosa*, par dénombrement des imagos — bien que ce soit là le moyen le plus précis — s'est avérée peu réalisable, le repérage des Mouches étant passablement difficile. Les seules indications recueillies sont celles établies par dissection des hôtes, c'est-à-dire par l'établissement des taux de parasitisme.

Le taux de parasitisme des *Barbitistes fischeri* dans une localité déterminée, s'élève progressivement de la mi-avril — époque du début de l'infestation — à la mi-mai — date à laquelle tous les parasites ont déposé leurs œufs et sont morts. Après cette date, où il a atteint son maximum, il décroît, d'abord lentement, puis rapidement à la suite de la mort des hôtes infestés — et cela jusque vers la fin juin. Passé ce temps, seulement quelques individus, ayant survécu à la sortie des parasites, montrent des traces du parasitisme. Leur nombre relativement faible constitue le taux de parasitisme résiduel.

Les taux de parasitisme élevés (jusqu'à 33 %) se rencontrent à l'ouest de Toulon dans les zones de garrigues (terrains calcaires). Ils sont plus faibles (2 à 10 % à l'est de Toulon, dans la zone des maquis (sur terrains siliceux). Le taux le plus bas a été observé dans les Maures lors d'une pullulation de l'hôte (Cogolin : 0,7 % en 1961). En moyenne, dans les stations prospectées et au moment où l'infestation atteint son maximum, le taux de parasitisme est de l'ordre de 10 %. Si l'on considère qu'*A. pollinosa* se rencontre dans presque toutes les stations du *B. fischeri*, espèce commune en Provence, on peut admettre que ce parasite est abondant dans cette région et en particulier dans la région marseillaise.

II. SEXUALITÉ ET PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

1. Sex-ratio.

Parmi les individus capturés, les représentants de chaque sexe apparaissent en nombre sensiblement égal (65 mâles contre 55 femelles).

Source : MNHN, Paris

Les premières Mouches rencontrées appartenaient aux deux sexes, peut-être les mâles étaient-ils légèrement plus nombreux.

Les dernières aperçues appartiennent également aux deux sexes, avec une légère prédominence des femelles.

2. Accouplement.

Je n'ai observé l'accouplement qu'une fois (un 30 avril vers 10 heures du matin) et incomplètement. Lorsque je les aperçus, sur une feuille de chêne, les deux conjoints étaient appariés. Le couple, très actif, se déplaçait fréquemment, sautant, sans se séparer, de feuille en feuille.

Les premières femelles que j'ai pu capturer, de bonne heure dans la saison, étaient fécondées. Il faut donc penser que l'accouplement a lieu très tôt, vraisemblablement dès l'éclosion, et se produit dans le biotope et sur la végétation qui héberge l'hôte.

Mâles et femelles se rencontrent également réunis sur les fleurs aux dépens desquelles ils se nourrissent. Un tel rapprochement doit faciliter la découverte du partenaire sexuel.

3. Anatomie et physiologie de l'appareil génital femelle.

L'oviscapte d'*Acyglossa pollinosa,* de type *Muscidae,* diffère sensiblement de celui d'*Acridomyia sacharovi* décrit par RUKAVISHNIKOV (1930 : 207, fig. 9). Inerme, constitué de deux anneaux qui s'emboîtent dans les derniers segments abdominaux, il forme un stylet dévaginable, télescopique (HENNIG 1966 : 74 et fig. 80 C et D).

Les ovaires assez volumineux, en grappe, débouchent dans deux oviductes pairs, assez courts, qui s'unissent en un oviducte médian un peu plus long. Ce dernier reçoit dans sa partie distale deux glandes accessoires et trois spermathèques.

La fécondité a été difficile à déterminer, la plupart des femelles capturées pouvant avoir pondu. Cependant j'ai récolté une femelle vraisemblablement vierge (femelle capturée tout au début de la période d'apparition des Mouches et dont les trois spermathèques étaient vides) chez laquelle j'ai dénombré 266 ovules et 12 à 14 ovocytes à divers stades. Dans ce cas, on voit que la fécondité doit être légèrement supérieure à 280 œufs. Mais nous savons qu'il est aléatoire d'estimer la fécondité par dénombrement statique des œufs contenus dans un ovaire à un moment déterminé, et forcément limité, de la vie d'une femelle (DUPUIS 1963 : 207).

La dissection des femelles capturées ayant montré qu'avant la ponte aucun œuf ne se trouve dans les oviductes, on peut penser que la descente des œufs dans les voies génitales, et par suite, la fécondation n'interviennent — et uniquement pour le lot d'œufs déposés — qu'au moment de l'ovojection. D'ailleurs, tous les œufs déposés en une fois, dans un hôte, peuvent se développer simultanément; et si, souvent, il y a un échelonnement du développement (voir p. 44), celui-ci s'effectue avec une absence totale de régularité; on ne note pas, comme l'a décrit DUPUIS (1963 : 200) chez les *Phasiinae,* que le premier œuf déposé lors d'une ponte soit en avance dans son développement.

La durée de la période de préoviposition n'est pas connue.

Il était intéressant d'estimer, dans les conditions expérimentales où les hôtes peuvent être fournis à profusion, la capacité journalière et le rythme de ponte. Pour cela, j'ai présenté à la femelle un hôte, qui, aussitôt l'infestation réalisée, a été enlevé et remplacé; ceci jusqu'à ce que le parasite refuse de pondre. Les résultats obtenus, assez fluctuants, prouvent que de nombreux facteurs président à ce rythme (importance des pontes réalisées les jours précédents, état de maturité sexuelle et âge de la femelle, longueur de la phase de repos entre les pontes successives).

De cinq à sept hôtes, au maximum, ont pu être infestés dans une journée par la même femelle; cinq pontes ont pu être obtenues successivement en 1 heure 35 minutes avec des arrêts de 15 à 20 minutes entre deux pontes. La plupart du temps, les femelles pondent deux à quatre fois puis refusent de le faire pendant une demi-journée à une journée; mises en présence d'un hôte, elles lui sautent dessus pour l'abandonner aussitôt et répètent ces attaques de nombreuses fois mais sans suite.

Lors d'une ovojection, les femelles déposent plusieurs œufs à la fois. Ce nombre varie en moyenne de 6 à 15, avec 8 comme mode; mais il peut s'élever jusqu'à la trentaine qui est rarement dépassée (chiffres établis d'après un recensement de 1 916 œufs déposés *in vitro*). Lorsqu'une femelle réalise, dans un bref laps de temps, une série d'attaques aboutissant à

Source : MNHN, Paris

plusieurs ovojections, le nombre total d'œufs déposés n'est en moyenne guère plus élevé que lors d'une infestation unique.

III. COMPORTEMENT DE PONTE

Acyglossa pollinosa, détenue au laboratoire, pond avec facilité sur son hôte larvaire habituel. Ceci, joint à l'originalité du comportement d'infestation et à l'intérêt de sa signification, m'a semblé justifier une étude aussi approfondie que possible.

De plus, ce parasite accepte de pondre même sur des tronçons de *Barbitistes* fraîchement sectionnés, sur des *Barbitistes* inertes, endormis, voire fraîchement empaillés et sur d'autres leurres dont je parlerai en temps voulu. Une telle facilité m'a permis de compléter la simple observation du comportement de ponte par une étude expérimentale et de la soumettre à une analyse détaillée.

1. Description du comportement de ponte.

Dès qu'une femelle gravide est mise en présence de l'hôte convenable, elle l'attaque selon des modalités déterminées et constantes que j'ai observées — sous la loupe binoculaire — plusieurs centaines de fois.

La femelle saute sur le *dos* de la Sauterelle, recherche une membrane intersegmentaire qu'elle trouve dans la région postéro-dorsale de l'abdomen, la perfore à l'aide de sa trompe, se retourne, introduit son oviscapte dans cet orifice et dépose un paquet d'œufs.

Une femelle vierge (spermathèques vides) présente quelques velléités d'attaques mais je n'ai jamais noté de perforation, prélude de la ponte.

Je vais décrire en détail, dans l'ordre chronologique de leur apparition, les différentes phases de ce comportement confrontant, au fur et à mesure et chaque fois que cela me sera permis, la simple observation aux résultats de l'expérimentation.

a. *Prise de contact avec l'hôte.*

α. Déroulement de l'attaque.

Une larve de *Barbitistes fischeri*, introduite dans l'enceinte où se tient le Diptère, est attaquée avec plus ou moins d'instantanéité, en général rapidement. Selon l'activité et la position de l'hôte, la Mouche grimpe sur son dos soit lentement et en marchant, soit en sautant brusquement ou en courant. Il s'ensuit parfois une courte lutte confuse au cours de laquelle l'hôte tente de s'échapper et de se débarrasser de l'assaillant. La plupart du temps la femelle s'accroche et le *B. fischeri* finit par s'immobiliser.

L'obligation pour le parasite de n'attaquer l'hôte que par sa face dorsale, sur laquelle il se maintient — comme nous le verrons — pendant la durée de toutes les opérations de la ponte, a été observée dans les infestations réalisées au laboratoire et démontrée expérimentalement.

Des *B. fischeri*, anesthésiés au CO_2 et couchés sur le dos, sont inspectés; mais l'infestation n'a lieu que si la Mouche arrive à se placer sous le corps de l'hôte ou à le basculer afin d'atteindre la face dorsale. Si on immobilise l'hôte, le dos contre le sol, en exerçant une pression, la Mouche, ne parvenant pas à se glisser dessous, ne pond pas. Les tentatives pour s'insinuer sous le *B. fischeri* sont nombreuses mais jamais la femelle ne monte sur le ventre de la Sauterelle.

Lorsqu'on présente un *B. fischeri* suspendu le dos en bas, la Mouche lui saute dessus de bas en haut, s'accroche sur son dos et se comporte comme dans les conditions normales. Cette expérience, reprise plusieurs fois, a toujours été concluante. La Mouche attaque par la face dorsale même si celle-ci est tournée vers le sol, ce qui l'oblige à réaliser l'infestation, suspendue par les pattes et le dos en bas.

La direction et le sens de la trajectoire d'attaque sont fonctions des conditions de rencontre. Sur un sol horizontal, la Mouche, généralement, grimpe sur l'hôte par derrière, surtout lorsqu'elle le fait en courant. Elle monte alors sur l'abdomen, le parcourt sur toute sa longueur et vient s'immobiliser sur le pronotum. Là elle s'agrippe et attend la fin des premières réactions de l'hôte. Mais si les attaques par l'arrière sont fréquentes, elles n'excluent pas les prises de contact antérieures ou latérales, voire verticales.

Source : MNHN, Paris

β. Facteurs de reconnaissance de l'hôte.

J'ai étudié au laboratoire les facteurs de la reconnaissance à courte distance [1] de l'hôte par le parasite. Pour cela, j'ai fait varier ou j'ai supprimé successivement les divers facteurs qui étaient présumés jouer un rôle dans cette reconnaissance (mouvement, couleur, forme) afin de constater si l'infestation se produisait ou non. Lorsque l'infestation a lieu, l'hôte est reconnu et le facteur modifié, voire supprimé, ne joue pas un rôle déterminant dans l'identification. Lorsque l'infestation ne se produit pas, il est aléatoire de tirer une conclusion à moins que l'expérience, reprise de nombreuses fois, s'avère toujours négative. En fait, les réponses sont souvent nuancées et il est nécessaire d'estimer le degré de la réponse en tenant compte de l'intérêt plus ou moins fort que suscite, chez la femelle, l'hôte expérimental présenté.

1° Reconnaissance visuelle de l'hôte.

Rôle de la couleur. — Dans une certaine mesure la couleur peut attirer l'attention du parasite, comme semble l'indiquer le fait que la Mouche saute facilement sur un hôte inhabituel, approximativement de mêmes taille et forme qu'un *Barbitistes fischeri* et de couleur verte pointillée de noir. On obtient le même résultat en présentant une boulette de pâte à modeler verte parsemée de points noirs faits à l'encre de Chine. Évidemment la Mouche abandonne ces hôtes, ou ces leurres, dès qu'elle entre en contact.

Cependant, la coloration artificielle des larves de *B. fischeri* peintes en noir à l'encre de Chine ou à la gouache en rouge vif, bleu, marron, jaune ou vert émeraude, n'a pas empêché leur infestation. *B. berenguieri* fortement mélanique est bien accepté.

On peut donc penser que si la couleur est un élément de discrimination sommaire, elle ne joue qu'un rôle limité dans la reconnaissance effective de l'hôte.

Rôle du mouvement. — Que le mouvement puisse être, dans la nature, un facteur efficace de repérage de l'hôte paraît probable; mais dans la reconnaissance à courte distance, il ne joue pas un rôle déterminant.

La plupart des *B. fischeri* présentés complètement immobiles (anesthésiés au CO_2, ou même morts depuis 24 heures) ont été infestés.

L'immobilité n'empêche donc ni la reconnaissance de près ni l'infestation de l'hôte. Cette conclusion n'est pas sans signification lorsqu'on se souvient que dans la nature les *B. fischeri* larvaires demeurent de longues heures immobiles.

Rôle de la forme. — La taille a une influence certaine dans la stimulation du comportement de ponte des femelles comme nous le verrons (p. 58). J'envisagerai ici uniquement le rôle de la forme.

Pour essayer d'établir dans quelle mesure la forme générale ou celle des diverses parties du corps pouvaient servir à l'identification de l'hôte, j'ai eu recours à des expériences de ponte sur des larves de *Barbitistes fischeri* amputées (sur 105 expériences, 55 ont abouti à l'infestation).

J'ai estimé les variations d'intérêt suscitées chez le parasite par les divers tronçons de *B. fischeri*. Il faut tout de suite dire que les sections de *B. fischeri*, aussi importantes fussent-elles, n'ont jamais suscité un intérêt aussi marqué que l'hôte entier : lorsque l'infestation a lieu, elle se produit au bout d'un temps plus long que dans les conditions normales.

Un animal sans tête (8 expériences positives sur 10), voire sans tête ni prothorax (5 sur 5) ou même sans tête ni prothorax ni mésothorax, ni pattes pro- et mésothoraciques (6 sur 8) a été souvent reconnu et infesté. Un animal sans patte l'est également bien (4 sur 5). Un animal sans abdomen (7 sur 13) ou un abdomen isolé (12 sur 28) s'ils ont pu être infestés ne l'ont été qu'assez rarement. Un abdomen encore rattaché à une paire de pattes semble mieux accepté qu'un abdomen sans pattes. Une tête isolée (6 expériences), une moitié d'abdomen (12 expériences), le segment protboracique avec ses pattes (5 expériences) n'ont jamais été infestés. Un animal *entier mais partiellement écrasé* et aplati n'a, en aucun cas, attiré l'attention du parasite.

1. Ce mode de repérage étant le plus important : l'identification d'un hôte à courte distance devant obligatoirement compléter un éventuel repérage de loin. De plus, ce mode est vraisemblablement le seul chez *Acyglossa pollinosa* comme en témoigne le comportement des femelles; le vol de feuille en feuille (v. p. 28) traduit vraisemblablement une recherche de l'hôte à courte distance. Par ailleurs, alors qu' *A. pollinosa*, *in vitro*, attaque rapidement un hôte dans une enceinte d'espace restreint, elle le fait rarement dans une enceinte dépassant 30 à 40 cm^3.

Source : MNHN, Paris

Les résultats de ces expériences — en nombre limité — n'autorisent que les quelques conclusions suivantes :

La forme joue un rôle certain dans la reconnaissance de l'hôte; l'existence même d'une variation d'intérêt suscitée par les divers tronçons de l'hôte suffit à affirmer cette influence. Cependant aucune partie du corps n'apparaît vraiment indispensable à la reconnaissance, bien que l'abdomen et les pattes semblent avoir une action plus grande que le reste du corps.

L'impression qui se dégage est qu'un fragment d'hôte sera d'autant plus volontiers accepté — donc reconnu — qu'il sera équilibré c'est-à-dire qu'il se rapprochera davantage de la silhouette normale. Le fragment le plus réduit et pourtant infesté comprend une partie de l'abdomen et une partie du thorax avec une ou deux paires de pattes (4 expériences positives sur 4); des *B. fischeri* amputés des sept derniers segments abdominaux ont toujours été infestés (9 sur 9).

Cette impression semble confirmée par les rèsultats des expériences réalisées avec des leurres.

Nous avons vu qu'une boule en pâte à modeler de la forme et de la couleur d'un *B. fischeri* attire la Mouche qui l'abandonne, sa méprise reconnue seulement à son contact.

Une expérience intéressante a été réalisée avec le leurre suivant : on sectionne un *B. fischeri* en arrière du pronotum par une coupure oblique de manière à isoler la partie antéro-ventrale de la Sauterelle (tête, prothorax, ptérosternum et les six pattes) et on accole à ce tronçon antérieur une masse ovoïde de pâte à modeler verte de dimension identique à la portion thorax-abdomen supprimée. Le parasite mis en présence de ce leurre mi-artificiel mi-naturel lui saute dessus et essaye pendant un long moment de percer avec sa trompe « l'imaginaire » membrane intersegmentaire au point de parvenir à lacérer et même à excaver la pâte à modeler. Cette expérience répétée à plusieurs reprises a toujours été aussi concluante.

Le même résultat a été obtenu en joignant à la pâte à modeler le segment prothoracique pourvu de ses deux pattes. Une Mouche essaya durant 4 minutes de perforer la pâte à modeler et après avoir réussi à faire un petit trou elle se retourna et tenta d'introduire son oviscapte dans cet orifice. La ponte fut même effective une fois où la femelle parvint à glisser l'oviscapte entre l'anneau prothoracique et la pâte à modeler. Cela montre à quel point le parasite est « convaincu » de l'identification de l'hôte.

Les résultsts de ces expériences renforcent mon opinion selon laquelle j'attribue à la silhouette équilibrée (et ici le mot silhouette prend son plein sens, la pâte à modeler ne pouvant donner qu'une idée floue et approximative de la forme exacte de l'abdomen) un rôle déterminant dans la reconnaissance visuelle de l'hôte.

Les limites du rôle de la vision. — Le facteur visuel n'est pas seul à entrer en jeu et à assurer l'identification de l'hôte comme le laisse présumer le fait qu'un leurre entièrement artificiel est abandonné par la Mouche dès que le contsct est réalisé et comme le démontrent les expériences de vernissage des yeux du parasite.

Le vernissage fut réalisé avec de la gouache épaisse : la Mouche anesthésiée au CO_2 est placée sous la loupe binoculaire; à l'aide d'un poil je dépose sur l'œil une gouttelette de peinture. La durée de l'anesthésie étant brève je suis obligé de m'y reprendre à cinq ou six fois pour obtenir le dépôt, sur les deux yeux, d'une calotte complète. Les femelles traitées ont survécu au moins 5 jours. Leur comportement n'a pas paru très affecté. Elles se déplacent facilement et avec vivacité, se frottant tout au plus les yeux avec les pattes antérieures.

De telles Mouches, mises en présence des hôtes, ont réagi diversement. Le comportement s'est progressivement modifié avec le temps. Pendant les quelques heures qui suivent l'opération, la Mouche ne semble pas prêter attention aux *Barbitistes fischeri* passant à proximité. Douze à 15 heures après, elle commence à se mouvoir en direction des *B. fischeri* les plus proches, à monter sur leur dos et même à ébaucher une perforation. Une journée après, elle attaque nettement ceux passant à proximité. Les résultsts de ces attaques sont divers et souvent la Mouche ne parvient pas à ses fins. Parfois elle réalise une perforation mais n'arrive pas à la retrouver. J'ai observé une femelle qui, après avoir pratiqué la perforation, se retourna du mauvais côté, apportant ainsi une preuve du rôle de la vision dans l'orientation de la Mouche. Fréquemment la femelle abandonne ses attaques dès que l'hôte réagit, donnant l'impression que son agressivité a nettement décru. Dans 4 cas cependant, les femelles aux yeux peints parvinrent à infester l'hôte selon le comportement normal. Cela fut réalisé avec des femelles n'ayant plus pondu depuis 2 à 3 jours.

Pour faible que soit le nombre d'infestations positives obtenu, il est suffisant pour démontrer que la vision n'entre pas seule en jeu dans la reconnaissance de l'hôte et que dans

Source : MNHN, Paris

certains cas elle n'apparaît pas indispensable. En fait, la faible agressivité des femelles, les difficultés qu'elles semblent éprouver à infester des hôtes témoignent également en faveur du rôle habituel non négligeable de la vision dans l'identifiestion — et par suite l'infestation — de l'hôte.

2° Reconnaissance olfactive de l'hôte.

Théoriquement le moyen le plus probant pour démontrer le rôle de l'olfaction dans la reconnaissance de l'hôte eût été d'étudier les réactions de la Mouche après ablation des trois articles antennaires. Malheureusement, toutes les tentatives de destruction des antennes par section, écrasement ou cautérisation ont été vouées à l'échec. Après ce traitement, la Mouche présente des troubles de la locomotion et de l'équilibration : elle s'incline du côté opposé où a eu lieu l'opération, titube, tombe sur le dos et ne se relève plus. Dans ces conditions toute expérimentation devient impossible dans le domaine du comportement qui nous intéresse.

Les Mouches dont les antennes furent accidentellement sectionnées par les mâchoires de l'hôte eurent des réactions analogues et s'avérèrent incapables de poursuivre l'infestation.

Le rôle de l'olfaction a été supputé par des raisonnements déductifs. Seule la reconnaissance olfactive permet d'expliquer la facilité avec laquelle des *Barbististes fischeri* sectionnés sont infestés, et permet également de comprendre pourquoi un hôte non habituel — ou un leurre — de forme et de couleur identiques à celles des *B. fischeri* est, lorsqu'il est attaqué, aussitôt relâché.

En fait, la seule expérience probante et indirecte de la détermination du rôle de l'olfaction a été celle du vernissage des yeux. La vision ne pouvant plus être mise en cause dans la reconnaissance de l'hôte, il faut bien admettre que cette dernière est assurée par la mise en œuvre des stimuli olfactifs; le toucher ne pouvant intervenir qu'au moment de la prise de contact. Or la spontanéité de l'attaque, déclenchée avant même ce contact, ne laisse aucun doute quant à la faiblesse de l'influence des stimuli tactiles.

L'olfaction seule ne permet pas toujours le diagnostic spécifique de l'hôte. Ainsi un *B. fischeri* caché au « regard » du parasite par une feuille de papier n'attire pas l'attention de la Mouche. N'importe quel fragment de *B. fischeri* trop informe, voire même une moitié d'abdomen ou un de ces Ensifères entier mais partiellement écrasé n'attire pas la Mouche. Un coton imbibé d'hémolymphe et présenté à la Mouche n'a pas d'effet, *même si on le fait entrer en contact* avec la tête du Diptère.

3° Coopération des stimuli visuels et olfactifs dans la reconnaissance de l'hôte.

La coopération des stimuli visuels et olfactifs dans la reconnaissance de l'hôte a été démontrée grâce à une expérience consistant à prendre deux élémenta, l'un visuel, l'autre olfactif — qui isolément attirent tout juste l'attention du parasite — et à voir si réunis ils déclenchent le comportement de ponte.

L'expérience a été réalisée avec une boule de pâte à modeler verte — qui, isolée, attire suffisamment l'attention de la Mouche pour que cette dernière se jette sur elle, pour l'abandonner aussitôt sa méprise reconnue — et un segment prothoracique qui, également isolé, capte l'intérêt de la Mouche au point que celle-ci l'inspecte en détail sans cependant se décider à pondre. Lorsque l'on fixe la boule de pâte à modeler sur l'annesu prothoracique les tentatives d'infestation sont très nettes. Les stimuli visuels et les stimuli olfactifs agissant séparément n'ont pas abouti à une reconnaissance, mais agissant conjointement leur action s'est révélée positive [1].

A la suite de ce qui a été démontré en laboratoire, on peut supposer que dans la nature les stimuli visuels produits par la forme, la couleur et le mouvement permettent au parasite de reconnaître à moyenne distance un hôte probable. Les stimuli olfactifs assurent le diagnostic spécifique au voisinage immédiat ou au contact de l'hôte.

b. *Perforation buccale du tégument de l'hôte.*

α. Description de cette phase.

Dans le cas fréquent d'une attaque par l'arrière, la Mouche qui s'est immobilisée sur le dos de l'hôte, le corps orienté dans le même sens, pivote de 100 à 180°. Cette rotation presque complète la place dans une posture constante et caractéristique que j'appellerai « de perforation ». La femelle, tournée en direction esudale, se tient en travers du thorax de l'hôte, le corps

1. Ceci, contrairement à ce qu'a observé PICARD (1921 : 1619) avec un Hyménoptère entomophage chez qui la vision n'intervient pas.

Source . MNHN, Paris

faisant avec celui de l'hôte, un angle de 30 à 90° ouvert vers l'arrière, les trois pattes d'un même côté accrochées à l'avant de l'Orthoptère (rebord antérieur du pronotum, des hanches ou articles quelconques des pattes) et les trois symétriques embrassant l'abdomen.

Si l'attaque se produit par la région craniale, la posture de perforation peut être acquise d'emblée, sans retournement de l'avant vers l'arrière; cela est rare.

La constance de cette position qui assure le centrage correct de la perforation suppose une reconnaissance de l'axe antéro-postérieur de l'hôte. J'envisagerai plus loin les facteurs grâce auxquels la Mouche parvient à s'orienter.

Dans cette posture, la Mouche abaisse sa tête sur le côté et glisse tangentiellement sa trompe en extension sous le repli formé par la membrane molle unissant deux tergites abdominaux, repli qu'elle parcourt à plusieurs reprises. Cela donne l'impression d'une recherche d'un point favorable qui est trouvé parfois rapidement, parfois après quelques tâtonnements.

Puis la trompe, animée de mouvements qui traduisent le travail de perforation et qui jusqu'ici ne disparaissait que partiellement sous le tergite, s'enfonce complètement. La Mouche demeure dans cette position un temps, et, brusquement, elle retire sa trompe. Une goutte d'hémolymphe suinte de la plaie et forme une perle de liquide à la surface du corps de l'hôte.

Au cours de la phase de perforation, l'oviscapte dévaginé est continuellement en mouvement. Son extrémité glisse, comme l'avait fait la trompe, dans divers replis des membranes intersegmentaires et les parcourt en les longeant. Ces mouvements sans but au cours de la phase de perforation peuvent prendre une importance notable lors de pontes multiples (voir p. 40).

β. Localisation des perforations.

La perforation — et par suite la ponte — a lieu à travers une membrane molle de la région dorso-latérale de l'abdomen et plus particulièrement à travers la membrane unissant deux tergites abdominaux, parfois à travers la membrane articulaire des cerques, des paraproctes ou de l'épiprocte. Mais j'ai noté une perforation située en position médio-dorsale à travers la membrane unissant deux tergites et quelques perforations latéro-ventrales ou même ventrales à travers la membrane unissant deux sternites, en général, au voisinage de la membrane pleurale de l'abdomen.

Le caractère hautement modal de la position dorso-latérale des perforations est déterminé, semble-t-il, par la constance même des attsques de l'hôte par la face dorsale (voir *supra*).

Les variations de la localisation des points de perforation résultent en partie de la taille de l'hôte par rapport à celle du Diptère. Au stade I, la taille de l'hôte, en général plus petite que celle de la Mouche, s'oppose à de grandes variations du lieu de centrage de la perforation. La tête ou l'abdomen de la Mouche dépasse l'extrémité postérieure du corps de l'hôte et la perforation a lieu très postérieurement ou postéro-ventralement. Lorsque l'hôte est plus grand (stade II, III) la marge de variation devient importante. La Mouche peut se déplacer vers l'avant ou vers l'arrière, et on peut la voir, par exemple, perforer dans une région moyenne lors d'une première attaque et plus postérieurement lors d'une deuxième.

La détermination du point de perforation en fonction de la taille de l'hôte a été illustrée dans une série d'expériences de ponte sur des hôtes tronçonnés. Lorsqu'une partie de la région postérieure de l'abdomen est supprimée (le corps de l'hôte est alors raccourci) et lorsque l'oviscapte n'entre pas accidentellement en contact avec la section, la femelle pond normalement mais en un point qui a été déplacé vers l'avant. La ponte peut avoir lieu à la limite postérieure du métathorax, ce que je n'ai jamais observé dans les conditions normales. Il y a en quelque sorte « réajustement » du lieu de ponte après raccourcissement expérimental de l'hôte.

Sur environ 180 perforations et pontes réalisées au laboratoire, toutes ont eu lieu dans la région de l'abdomen sauf 4 qui se sont produites à travers la membrane collaire. Encore s'agissait-il de cas particuliers. Dans 2 d'entre eux, l'hôte présenté était anesthésié et couché sur le côté et, si la membrane collaire a été perforée, les tentatives de ponte ont échoué, l'orifice n'ayant pas été retrouvé par l'oviscapte. Le troisième cas a été consécutif à une réaction de l'hôte qui s'était conché sur le dos; la femelle perfora la membrane collaire et déposa seulement 2 œufs. Le quatrième cas s'est produit dans des conditions normales mais la femelle n'arriva pas à trouver la perforation.

Le parasite mis en présence de tronçons de *Barbitistes fischeri* a pu également perforer la membrane articulaire du scape antennaire et des coxa.

Source : MNHN, Paris

γ. Morphologie de la trompe.

La trompe d'*Acyglossa pollinosa* (fig. 7), qui assure la perforation du tégument de l'hôte, montre une structure de Diptère Thécostomate, mais elle se rapproche de celles d'*Acridomyia sacharovi* décrite par Rukavishnikov (1930 : 253-4, fig. 10-21) et des *Stomoxyidinae* par divers caractères qui en font un organe vulnérant.

Le cône buccal présente un fulcrum bien développé, prolongé en arrière par un appendice postérieur non bifurqué comme chez *A. sacharovi*, des maxilles et surtout des palpes maxillaires, absents chez les *Acridomyia*.

La trompe proprement dite ou haustellum est assez allongée, fortement chitinisée, luisante et rigide, soutenue par un puissant sclérite labial.

Le canal alimentaire chemine dorsalement dans la gouttière du sclérite hypopharyngien fermée dorsalement par les sclérites lamellaires du labra et de l'épipharynx. A la partie proximale de ces formations se trouve la théca.

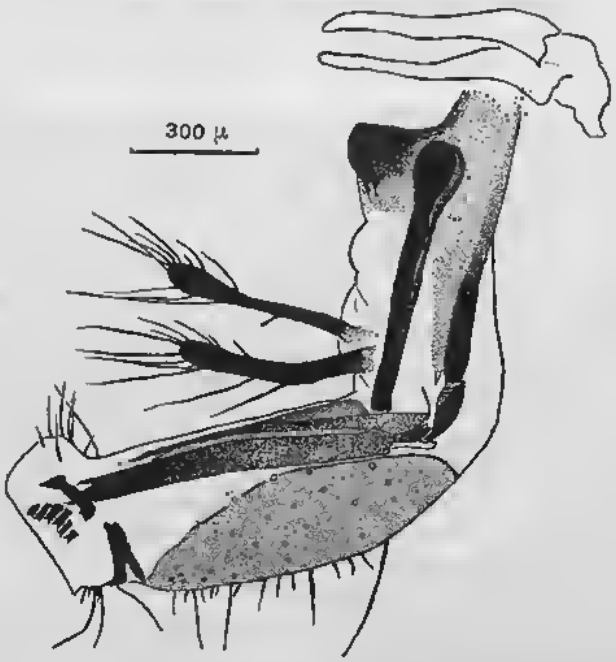

Fig. 7. — Trompe buccale d'*Acyglossa pollinosa*, vue latérale
Noter en particulier le système perforateur constitué par les dents des labelles

L'hypopharynx se termine dans sa région distale par une partie effilée formant un véritable stylet qui fait saillie entre les labelles.

Les labelles, sclérifiés sur leur bord ventral, sont soutenus par une furca mais leur particularité réside dans la possession de dents, les « prestomal teeth » de Rukavishnikov, constituant le système perforant. Chez la femelle d'*Acyglossa pollinosa* chaque labelle porte dans sa région médio-interne un groupe de six dents volumineuses et bifides, toutes indépendantes et ne reposant pas comme chez *Acridomyia sacharovi* sur une forte plaque sclérifiée. Chez le mâle, les dents sont rudimentaires, réduites en taille et en nombre (on n'en compte que deux ou trois par labelle). La trompe des mâles d'*A. sacharovi* est également dépourvue de processus perforateur (Rukavishnikov 1930).

La structure de la trompe d'*Acyglossa pollinosa* diffère donc sensiblement de celle d'*Acridomyia sacharovi*, en particulier par la présence des palpes maxillaires et l'absence de sclérites soutenant les dents. Le point commun également propre au *Stomoxyidinae*, la possession des dents du labelle, n'est, peut-être, qu'un caractère de convergence.

c. *Retournement et prise de la posture de ponte.*

α. Description de cette phase.

Sitôt la trompe retirée, la Mouche effectue une nouvelle rotation de 180°, inverse de la première, de telle sorte que sa tête est ramenée dans la région craniale de l'hôte et l'oviscapte dans la région caudale. Son corps fait un angle de 30 à 45° avec l'axe de l'hôte mais ouvert vers l'avant. Cette rotation a lieu sur place et l'extrémité de l'abdomen se trouve placée au

Source : MNHN, Paris

niveau de la perforation pratiquée par la trompe. Les pattes prothoraciques de la femelle sont accrochées sur le rebord antérieur du pronotum, et en maintes occasions les griffes percent la membrane collaire, provoquant une hémorragie notable. Les pattes mésothoraciques étreignent le corps en avant ou en arrière des pattes sauteuses et la troisième paire de pattes enserre complètement l'abdomen de l'hôte. Il n'est pas rare de voir les griffes des deux pattes métathoraciques s'accrocher entre elles sous le ventre de la Sauterelle.

Je qualifie cette position, non moins caractéristique que celle de perforation, de « posture de ponte », l'ovojection s'effectuant dans cette attitude.

β. Facteurs de la reconnaissance de l'axe antéro-postérieur de l'hôte.

Dans les 150 pontes obtenues au laboratoire, les postures de perforation et de ponte ont été respectées avec constance (2 exceptions seulement ont été constatées). En particulier, la femelle a toujours été tournée vers l'arrière de la Sauterelle dans la posture de perforation et vers l'avant dans la posture de ponte.

Cela implique de la part du parasite une reconnaissance et une orientation de l'axe antéro-postérieur de l'hôte.

Il était intéressant de savoir jusqu'à quel point ces directions seraient conservées si l'on présentait à la Mouche des sections de larves de *Barbitistes fischeri*. Ces expériences pouvant peut-être, en outre, mettre en évidence les parties du corps de l'hôte grâce auxquelles la Mouche se centre. J'ai, pour cela, analysé les résultats des expériences de ponte sur les fragmenta de *B. fischeri* dont j'ai parlé (voir p. 31), en ne tenant compte que des 55 expériences positives (où l'infestation a eu lieu, c'est-à-dire la reconnaissance de l'hôte réalisée).

Ponte sur fragments postérieurs de l'hôte (à section transversale et crâniale) [19 expériences]. Ces fragments comportent un abdomen entier et une partie plus antérieure d'importance variable, avec au moins une paire de pattes. En présence d'un tel fragment, la Mouche s'est comportée normalement, montant sur le dos de l'hôte, perforant une membrane intersegmentaire de l'abdomen, se retournant et déposant ses œufs. L'orientation et le comportement de ponte sont restés normaux. La section antérieure n'a jamais été utilisée pour le dépôt des œufs. Donc ni la tête, ni le prothorax, ni même la tête, le prothorax, le mésothorax et les pattes correspondantes réunis ne semblent indispensables à l'orientation.

Ponte sur fragments antérieurs (à section transversale et caudale) [16 expériences]. Les résultats varient selon l'importance du tronçon supprimé.

Lorsqu'il a été enlevé jusqu'aux sept derniers segments abdominaux (9 expériences), les trois segmenta abdominaux restants, joints au méso- et au métathorax, peuvent suffire pour que la Mouche se pose normalement sur le dos. L'orientation n'est pas mise en défaut. Mais notons dès à présent que si le comportement de ponte a pu être normal (3 cas), on peut également assister à la ponte directe dans la section postérieure (6 cas). Il n'y a pas là erreur d'orientation mais, comme nous le verrons (p. 38), modification du comportement déclenchée par le contact de l'oviscapte avec l'hémolymphe de la section.

Si la section supprime au moins tout l'abdomen, le comportement devient aberrant (7 expériences). Le tronçon antérieur le plus court infesté était réduit à la tête, au prothorax et aux pattes pro- et mésothoraciques. La Mouche s'avançant vers ce tronçon et se mettant à tourner en rond, son oviscapte finit par entrer accidentellement en contact avec l'hémolymphe de la section postérieure, ce qui y induit la ponte sans qu'une perforation ait été faite avec la trompe. D'autrefois la femelle cherche à perforer en n'importe quel point : sur la capsule céphalique, le pronotum, la membrane collaire, etc. Elle y parvint à travers la membrane collaire, la membrane articulaire du scape antennaire, la membrane coxale.

Les troubles paraissent ici certains; la perforation ayant dans plusieurs cas été réalisée dans une région antérieure de l'hôte, il y a eu manifestement inversion de l'orientation des postures de perforation et de ponte. Il semble donc que l'abdomen serve à l'orientation mais il convient de souligner que ces expériences ont posé à la Mouche, non seulement un problème d'orientation, mais encore un problème tout différent lié à la disparition de la partie du corps de l'hôte dans laquelle la ponte a lieu normalement.

L'animal sans patte (4 expériences) peut être attaqué et infesté selon les modalités habituelles, sans erreur d'orientation. Une fois cependant, une femelle hésita et ébaucha une perforation dans la région thoracique, son corps dirigé vers la région crâniale de l'hôte — donc orienté à l'envera — mais elle abandonna sans insister. Les pattes, et en particulier leur situation, pourraient donc, dans une certaine mesure, guider la Mouche dans son orientation.

Source : MNHN, Paris

La Mouche étant désorientée devant un hôte sans abdomen, il était intéressant de savoir comment elle se comporterait en présence d'un abdomen entier mais isolé, avec ou sans patte. Cette portion du corps fut assez difficilement infestée (probablement par non-reconnaissance de l'hôte) mais lorsque l'attaque eut lieu elle se déroula dans des conditions normales dans 10 des 12 expériences réalisées.

J'ai observé un cas où l'infestation a été effectuée dans une direction opposée à la normale : une Mouche s'oriente *convenablement*, perfore et se retourne, mais l'hôte sectionné étant exsangue elle ne parvient pas à découvrir l'orifice et se met à tournoyer. L'oviscapte entre alors en contact avec l'hémolymphe de la section antérieure ce qui déclenche la ponte. Il n'y a pas erreur formelle d'orientation mais méprise dans la découverte du lieu de perforation résultant du contact de l'hémolymphe avec l'oviscapte. J'ai constaté une erreur manifeste (la seule sur 12 cas) : une Mouche en présence d'un abdomen isolé se mit à perforer orientée vers l'avant et, se retournant pour pondre, dirigea son corps vers la région crâniale de l'hôte. Ici toutes les phases du comportement ont été réalisées à contre sens. Ce cas, bien qu'isolé, montre que l'abdomen seul ne permet pas toujours à la Mouche d'orienter correctement l'axe antéro-postérieur du corps.

Ponte sur tronçons médians (à sections transversales crâniale et caudale). Une seule expérience a été réalisée sur un animal sans tête et sans les sept derniers segments abdominaux. La ponte a eu lieu directement dans la section caudale, sans erreur d'orientation.

Il ressort de ces expériences que les positions de perforation et de ponte sont rigoureusement déterminées, que la reconnaissance par la Mouche de l'axe antéro-postérieur de l'hôte est précise et n'est pas facilement perturbée par la suppression d'une portion de l'hôte. Aucune partie du corps n'est apparue vraiment indispensable à cette orientation. Cependant des erreurs peuvent se produire lorsque les pattes sont enlevées. Les troubles les plus importants ont été consécutifs à la suppression de l'abdomen mais il est difficile de dire si ces troubles résultent d'une erreur d'orientation ou de la disparition de l'organe dans lequel a lieu normalement la ponte. L'orientation semble donc résulter de la reconnaissance globale d'une somme d'éléments morphologiques (pattes et abdomen essentiellement) et de l'identification des positions relatives de ces différents élémenta.

d. *Recherche de l'orifice préalablement pratiqué.*

α. Description de cette phase.

La posture de ponte réalisée, la femelle replie son abdomen en direction antéro-ventrale et recherche, du bout de son oviscapte, la perforation préalablement pratiquée avec la trompe. L'extrémité de l'oviscapte est insinuée entre les replis des membranes intersegmentaires unissant les tergites abdominaux qui sont parcourus sur une certaine longueur par des mouvements de glissements. Au début, la recherche est méthodique et la zone explorée limitée et déterminée par la rotation de 180° qui amène approximativement l'oviscapte à l'emplacement de la perforation. Mais si l'orifice n'est pas découvert rapidement, la femelle change de zone de prospection.

β. Rôle de l'hémolymphe.

Le contact de l'hémolymphe sur l'oviscapte joue un rôle important dans la découverte de l'orifice de ponte, déjà évident lors de la simple observation des modalités de la ponte. Lorsque l'oviscapte, au cours de sa prospection, entre en contact avec l'hémolymphe suintant de la plaie, les investigations sont limitées à la zone humidifiée, ce qui conduit en général très vite à la découverte de l'orifice.

Cette fonction de l'hémolymphe a reçu une première démonstration lors d'un événement imprévu qui résulta d'une réaction de l'hôte. Une femelle infestant un *Barbitistes fischeri* avait réalisé la perforation et se retournait pour pondre lorsqu'une ruade de la Sauterelle déplaça la goutte d'hémolymphe qui avait suinté de la plaie, loin en arrière sur l'abdomen de l'hôte. La femelle, après quelques recherches, découvrit la goutte qui avait subi la translation et se mit à l'explorer. Cherchant en vain à faire pénétrer son oviscapte, elle prolongea ses investigations un temps anormalement long, avant de prospecter ailleurs et de découvrir la blessure où avait perlé une nouvelle goutte d'hémolymphe.

Source : MNHN, Paris

L'étude expérimentale a mis en relief le rôle du contact de l'hémolymphe sur l'oviscapte dans la découverte de l'orifice pratiqué par la trompe.

Les expériences d'infestation des hôtes sectionnés ont en effet montré que lorsque l'oviscapte arrivait accidentellement au contact de l'hémolymphe suintant de la section, cela déterminait immédiatement la ponte dans la plaie. Ainsi s'expliquent les erreurs constatées lors de la recherche de la perforation : une femelle qui infeste un tronçon de *B. fischeri* peut perforer normalement et, après s'être retournée, pondre dans la section si l'oviscapte parvient d'abord au contact de l'hémolymphe qui l'humidifie.

Inversement, lorsque le parasite n'entre pas accidentellement en contact avec la plaie, il éprouve souvent des difficultés à découvrir l'orifice qu'il a pratiqué, la quantité d'hémolymphe qui en suinte étant réduite chez ces *Barbitistes* sectionnés qui ont subi une hémorragie notable. Cela est rendu plus démonstratif en présence d'un *B. fischeri* exsangue. On vide l'abdomen de ses viscères par une incision ventrale et on bourre de coton après avoir séché au papier filtre. Si l'on présente à la Mouche un tel hôte fraîchement « empaillé », elle se jette dessus aussitôt, perfore et se retourne pour pondre. Mais elle éprouve des difficultés à découvrir l'orifice et souvent n'y arrive pas. Après avoir persévéré dans sa recherche, elle se retourne à nouveau et pratique avec sa trompe une autre perforation. Ce comportement se répète jusqu'à ce que la Mouche découvre l'orifice et y ponde effectivement. J'ai pu ainsi obtenir jusqu'à sept perforations consécutives avant que l'une d'elles soit retrouvée!

Le contact de la goutte d'hémolymphe suintant de la perforation représente le processus normal du mécanisme qui guide l'oviscapte dans sa recherche de l'orifice. Mais il n'est pas absolument indispensable comme en témoignent tous les artefacts expérimentaux réalisés dans le but de troubler ou de supprimer le rôle de l'hémolymphe, qui ont pu retarder la découverte de l'orifice, mais l'ont rarement empêchée. La goutte d'hémolymphe n'est pas seule à intervenir dans la découverte de l'orifice : le repli des membranes intersegmentaires de l'abdomen facilite également la prospection. Ainsi, lors des perforations de la membrane collaire, l'oviscapte n'étant pas guidé par un repli, la prospection n'est plus linéaire mais s'étend sur toute une surface et souvent, même en présence de la goutte d'hémolymphe, la plaie n'est pas retrouvée. Dans les conditions normales, lorsque l'orifice n'est pas localisé rapidement, la prospection continue assez longtemps à l'intérieur de la zone humectée. Mais si la perforation n'est pas découverte, la femelle abandonne cette goutte et va chercher ailleurs.

e. *Ovojection et abandon de l'hôte.*

Aussitôt l'oviscapte introduit dans la perforation, l'ovojection a lieu, comme permettent de le constater les dissections réalisées immédiatement : les œufs, en nombre variable (voir p. 29), groupés en paquets, se rencontrent dans le corps de l'hôte au voisinage de l'orifice.

La ponte terminée, la Mouche abandonne l'hôte.

Le contact de l'oviscapte avec l'hémolymphe, qui facilite le repérage de la perforation, ne suffit pas à déclencher la ponte. Celle-ci n'a pas lieu lorsque l'oviscapte entre en contact avec une goutte d'hémolymphe artificiellement déplacée. L'ovojection ne se produit qu'après introduction de l'oviscapte dans la blessure. Au stimulus provoqué par le contact avec l'hémolymphe doit nécessairement, pour induire à la ponte, s'en ajouter un autre telle la pression qui s'exerce sur l'oviscapte au moment de son introduction dans la plaie. C'est ce que PICARD (1921 : 1619) a nommé la « sensation tactile de vide ou de plein ».

Il serait intéressant de savoir si le contact oviscapte/hémolymphe ne sert qu'au guidage ou intervient également dans le déclenchement de la ponte; autrement dit, les stimuli provenant de la pression exercée sur l'oviscapte après introduction dans la plaie suffisent-ils à induire le dépôt des œufs? Je n'ai réalisé aucune démonstration rigoureuse apportant une solution définitive à cette question. Je rapporte une expérience qui jette cependant quelques lueurs sur ce problème. Un *Barbitistes* est incisé selon une ligne ventrale, vidé, asséché et bourré de coton. Laissé 24 heures à l'air, son tégument devient sec et dur. La Mouche mise en présence de cet hôte « naturalisé » l'attaque aussitôt et pendant 12 minutes essaie de perforer le tégument. Elle finit par introduire sa trompe dans le coton qui paraît à travers les bords de l'incision. Elle se retourne, introduit son oviscapte mais ne pond pas. Si je recommence l'expérience *après avoir imbibé d'eau le coton* la Mouche y dépose ses œufs. Il semble bien que l'humidité de la plaie soit nécessaire pour, qu'en conjonction avec les stimuli d'origine mécanique (pression?) soit déclenchée l'ovojection. On ne peut cependant donner trop d'importance à une conclusion basée sur une expérience unique, si intéressante soit-elle.

Source : MNHN, Paris

f. *Durée des diverses phases.*

La durée des diverses phases du comportement d'infestation a été chronométrée plusieurs fois.

La durée totale de l'infestation, qui va de la prise de contact à la fin de l'ovojection, est intéressante à connaître puisqu'elle nous donne une idée du temps durant lequel la Monche doit se maintenir sur l'hôte. Ce temps relativement variable est de 3 minutes 9 secondes au maximum, avec comme mode environ 1 minute (voir Tableau III). L'ovojection s'étend sur une période assez bien déterminée qui va de 10 à 30 secondes, fréquemment de 16 à 20 secondes et dans quelques exceptions jusqu'à 1 minute 10 secondes.

Le temps qui s'écoule du début de l'attaque à la fin de la perforation peut être réduit à 10 secondes mais il s'élève couramment à plus d'une minute.

Le temps de la découverte de l'orifice va de la quasi-instantanéité (quelques fractions de secondes) à plus d'une minute.

TABLEAU III. — **Durée de l'infestation**

Durée	Nombre de cas
Minimale : 22 s	1
De 25 s à 30 s	1
De 31 s à 40 s	4
De 41 s à 50 s	6
De 51 s à 60 s	7
De 1 mn 1 s à 1 mn 15 s	4
De 1 mn 16 s à 1 mn 30 s	4
De 1 mn 31 s à 2 mn	1
De 2 mn 1 s à 2 mn 30 s	2
De 2 mn 31 s à 3 mn	2
Maximale : 3 mn 9 s	1

g. *Pontes multiples.*

Dans les conditions expérimentales où l'hôte ne peut se soustraire aisément aux attaques du parasite, il n'est pas rare que la Mouche opère deux, trois et même quatre attaques successives.

De même, un hôte venant d'être infesté par une femelle mis en présence d'un autre parasite est aussitôt attaqué. Tout se passe comme si *Acyglossa pollinosa* était incapable de distinguer un hôte parasité d'un hôte sain, ou que l'état de l'hôte lui soit indifférent.

Source : MNHN, Paris

Au laboratoire, cinq et même six Mouches ont pondu successivement dans le même hôte qui hébergea de ce fait jusqu'à 94 œufs.

Lorsqu'une femelle réalise plusieurs attaques successives sur le même hôte, les modalités de ces attaques répétées sont souvent normales avec perforation à l'aide de la trompe, retournement et ovojection dans l'orifice pratiqué. Mais dans certains cas, elles peuvent subir des variations (voir *infra*).

2. Variantes du comportement de ponte.

Le déroulement des phases du comportement de ponte montre — tant dans les conditions naturelles qu'expérimentales — diverses variations dont l'examen apporte des lueurs sur le déterminisme de ces dernières et une confirmation de celui des différents actes de l'infestation.

a. *Répétition d'une phase du comportement.*

Une femelle qui a effectué une perforation et ne la découvre pas après quelques investigations ira prospecter ailleurs sur l'abdomen. Mais après une nouvelle recherche infructueuse, la femelle se retournera vers l'arrière et pratiquera une seconde perforation avant de pouvoir pondre — c'est-à-dire recommencera une partie du cycle du comportement de ponte. Cette nouvelle perforation peut également intervenir lorsque des réactions de l'hôte empêchent ou gênent l'utilisation de la première.

Ainsi, au laboratoire en 1963-1964, les Monches, pour arriver à pondre une fois, ont pratiqué une seule perforation dans 91 cas. Il en a fallu deux dans 19 cas, trois dans 12 cas, et, dans 1 cas, quatre ont été nécessaires. Ces chiffres montrent que la Mouche peut pratiquer deux ou même plusieurs perforations avant de trouver un orifice et d'y déposer ses œufs.

Les expériences de ponte sur des hôtes exsangues — rendant difficile la découverte de la perforation — ont confirmé ce résultat, puisque, nous l'avons vu, jusqu'à sept perforations consécutives ont été effectuées avant que l'une d'elles soit retrouvée.

b. *Suppression d'une phase de l'attaque.*

Lors d'infestations réitérées, il peut arriver qu'au cours de la 2^{e} ou n^{eme} attaque, la Mouche supprime la phase de perforation et ponde directement dans l'orifice foré précédemment. Cela peut se produire dans des circonstances naturelles aussi bien qu'expérimentales.

α. Dans les conditions naturelles.

1° *Suppression de la perforation par acte réflexe.* Lors de la deuxième attaque, la Mouche ébauche une perforation avec sa trompe, mais au cours de ce travail, son oviscapte, toujours animé de mouvements de recherche, se trouve *accidentellement* au contact de la première blessure. Ce contact déclenche aussitôt l'introduction de l'oviscapte dans cet orifice, l'ovojection, et suspend la perforation en cours,

Le contact oviscapte/hémolymphe déclenche, par acte réflexe, l'ovojection et *cet acte réflexe prévaut sur le comportement habituel instinctif.*

2° *Suppression de la perforation réalisée d'emblée.* La Mouche, soit lors d'une 2^{e} ou n^{eme} attaque, soit lors d'une première attaque interrompue par une réaction de l'hôte après la perforation et reprise après un certain laps de temps, recherche directement avec son oviscapte l'orifice réalisé lors de la première infestation et y pond.

La constatation, faite à plusieurs reprises, de la suppression « d'emblée » de la perforation réalisée avec la trompe et de la recherche « directe » avec l'oviscapte de l'orifice préalablement perforé lors d'une précédente attaque conduit à reconnaître à la Mouche un certain « souvenir » de la perforation. Ce « souvenir » ne subsiste qu'un temps court ne dépassant pas — autant que j'ai pu le constater — une à deux minutes au maximum.

La suppression de la perforation n'est pas rare (12 cas sur environ 200) et revêt par là même une importance dans l'interprétation du comportement de ponte qui mérite d'être d'ores et déjà soulignée.

β. Dans les conditions expérimentales.

La suppression de la perforation a été observée, lorsqu'on présente au parasite un *Barbitistes fischeri* dont une partie postérieure de l'abdomen a été sectionnée, dans trois types de circonstances :

1° Le parasite attaque, perce le tégument et se retourne. Mais son oviscapte entre

Source : MNHN, Paris

accidentellement en contact avec la section dans laquelle il pond. Il n'y a pas suppression de la perforation mais erreur dans la découverte du lieu de ponte, induite par le contact de l'oviscapte avec la section humide (4 cas observés);

2° Le parasite s'apprête à réaliser une perforation avec sa trompe lorsque celle-ci entre en contact avec la section. Le parasite *se retourne alors immédiatement* et pond dans la section (8 cas observés). Tout se passe comme si « la femelle se rendait compte que l'hôte est perforé ou croyait avoir perforé ». De toute façon, cette constatation a été faite par la trompe, la perforation n'a pas eu lieu et le contact de la trompe avec l'hémolymphe a *immédiatement* déclenché le retournement et la ponte;

3° Le parasite pond directement dans la section (5 cas observés). Cela se produit lorsque l'oviscapte entre directement en contact avec l'hémolymphe de la section, comme je l'ai clairement vu lors de l'expérience suivante. Une femelle, mise en présence d'un *Barbitistes* à partie postérieure sectionnée, se précipite sur ce dernier par l'arrière, lui grimpe sur le dos en courant et se dirige vers le pronotum (manœuvre classique, voir p. 30). Au cours de ce déplacement, l'oviscapte entre en contact avec la section; la Mouche s'arrête aussitôt et dépose ses œufs dans la blessure. La ponte a été déclenchée par le contact de l'oviscapte avec la blessure sans qu'il y ait eu au préalable ni perforation ni contact de la trompe avec l'hémolymphe.

La phase de perforation peut donc être supprimée ou maintenue, selon que la Mouche constate ou non la présence de la section. La découverte de la section réaulte d'une mise en contact, évidemment accidentelle, de l'hémolymphe suintant de la plaie avec la trompe ou avec l'oviscapte. Le contact réalisé avec la trompe déclenche le retournement et la ponte dans la section, sans perforstion préalable. Le contact réalisé avec l'oviscapte induit directement la ponte et supprime les phases de retournement et de perforation.

L'expérience confirme les résultats de la simple observation. Le contact hémolymphe-oviscapte est le stimulus dominant parmi ceux déterminant la séquence des actes réflexes du comportement de ponte.

c. *Erreur de localisation lors de la recherche de l'orifice de ponte.*

Il arrive, lorsqu'au cours d'attaques successives, la femelle réalise plusieurs perforations, qu'elle se trompe d'orifice au moment de l'ovojection. Ainsi une femelle, après avoir pondu et abandonné l'hôte quelques instants, lui saute dessus, perfore à nouveau, se retourne, cherche l'orifice et trouvant le premier, y pond. La deuxième perforation a été inutile.

Il en est parfois de même lorsque deux Mouches attaquent successivement le même hôte : la deuxième femelle peut perforer, se retourner et rencontrer avec son oviscapte l'orifice réalisé par la femelle précédente dans lequel elle pond. De même, si, pendant qu'elle fore le tégument de l'hôte avec sa trompe, une femelle découvre du bout de son oviscapte l'orifice récemment pratiqué par une autre femelle, elle y dépose ses œufs et suspend la perforation en cours.

3. Réactions de l'hôte.

Les réactions de l'hôte à l'attaque du parasite sont diverses. Pour les comprendre il faut d'abord rappeler certains aspects du comportement des *Barbitistes fischeri* dans la nature.

Les larves et les imagos de cet Ensifère se tiennent de longues heures immobiles sur la végétation. Lorsqu'ils sont au repos, leur posture est remarquable. Leurs pattes métathoraciques — tibia et fémur repliés l'un sur l'autre — inclinées vers l'avant font un angle d'environ 45° ouvert vers la région craniale de l'animal (voir dessin de Korsakoff 1945 et photo de Pesson 1958 : 139). Cette position esche partiellement la tête et le prothorax et découvre le thorax aptère et l'abdomen.

Lorsqu'ils sont inquiétés, ils se laissent tomber et s'enfouissent au fond des taillis où ils s'immobilisent dans la posture décrite ci-dessus.

a. *Réactions de l'hôte au moment de l'attaque.*

Les réactions, au moment de l'attaque, des hôtes enfermés dans une enceinte close et de volume limité peuvent être partiellement différentes de celles qui se produisent dans la nature. Les Sauterelles ne peuvent se laisser choir et leur fuite est limitée à quelques tours de récipient. Cependant, je pense que ces expériences nous en donnent un aperçu valable bien qu'incomplet.

Source : MNHN, Paris

Le plus souvent, lorsque la femelle saute sur un hôte au stade II, celui-ci s'enfuit par bonds. Tout en se frottant vigoureusement et d'un mouvement rythmique l'abdomen avec ses pattes postérieures, il emporte sur son dos la Mouche qui ne lâche pas prise. Quelquefois les deux adversaires roulent au sol dans une courte lutte. En général, le *Barbitistes* ne tarde pas à s'immobiliser dans la position coutumière décrite plus haut. Il est assez fréquent, au cours de ce combat, de voir des appendices du parasite, amenés par hasard au voisinage des mandibules de l'hôte, être sectionnés. J'ai observé des tarses, des antennes, le tibia même, amputés par un coup de mâchoires.

L'hôte de grande taille (grosse larve III) a moins tendance à s'immobiliser. Il fuit plus facilement, s'agitant violemment, essayant à l'aide de ses pattes de se débarrasser de l'assaillant.

Les réactions défensives d'un *B. fischeri* très petit (stade I) sont semblables mais plus effiesces, l'abdomen étant proportionnellement réduit par rapport aux pattes, dont l'importance relative rend difficile l'approche de la Mouche.

Mais en dernier ressort, l'issue de la lutte est fonction de la réactivité des adversaires. Une femelle en pleine période d'oviposition et qui n'a pas pondu depuis 24 heures fait preuve d'une agressivité supérieure à une Mouche qui vient de pondre plusieurs fois. Un *B. fischeri* inquiété par une première attaque, ou par d'autres parasites, réagit plus violemment ou différemment. Souvent, la Sauterelle assaillie dans cet état se retourne et se couche sur le dos, reposant alors sur le sol par la « tête-pronotum » et les pattes postérieures repliées. Elle présente ainsi à la Monche la face ventrale de l'abdomen et les six tarses des pattes qui se débattent à son approche. Je n'ai presque jamais vu une Mouche parvenir à infester l'hôte dans cette position. L'efficacité de cette parade, démontrée par l'étude expérimentale, tient à ce que le parasite attaque et infeste l'hôte exclusivement par sa face dorsale. En fait, sur plus de 200 expériences, une seule fois une Mouche, en dépit de cette réaction de l'hôte, parvint à infester un *B. fischeri* à travers la membrane collaire.

Pour en terminer avec les réactions de l'hôte attaqué, je signalerai la régurgitation du liquide contenu dans le jabot, qui d'ailleurs n'inquiète nullement la Mouche.

h. *Réactions pendant et après la ponte.*

Pendant le déroulement de l'infestation l'hôte peut se tenir immobile, se déplacer lentement ou se débattre violemment, essayant de chasser le parasite avec ses pattes. Pendant la phase de perforation et pendant l'ovojection, l'hôte se frotte avec ses pattes au nivesu de la blessure. Il arrive qu'il pose sa patte en cet endroit, ce qui empêche l'introduction de l'oviscapte.

Les réactions après la ponte et le départ de la Mouche sont minimes. Le *B. fischeri* couché sur le dos ou immobile demeure dans cette position un instant encore et reprend son activité normale. Parfois, il frotte son abdomen avec ses pattes postérieures.

4. Perforation et nutrition.

Les imagos femelles d'*Acridomyia sacharovi* et *A. canadensis* se nourrissent, lors de l'infestation, aux dépens de l'hémolymphe de leur hôte (Rukavishnikov 1930 : 253; Smith 1958 : 249). On ignore, par contre, le mode de nutrition des mâles (Rukavishnikov *l. c.* : 256).

Mâles et femelles d'*Acyglossa pollinosa* sont floricoles et se nourrissent de nectar et d'exsudations diverses (voir p. 28).

Les mâles, même à jeun, placés en présence d'hôtes ne les ont pas attaqués et n'ont jamais essayé de perforer leur tégument en vue d'une ponction d'hémolymphe; ils ne doivent d'ailleurs pas pouvoir le faire, les denta des labelles de leur trompe étant réduites. Il semble donc que chez les mâles d'*A. pollinosa,* comme sans doute chez ceux d'*Acridomyia*, la nutrition imaginale ne s'effectue pas aux dépens de l'hémolymphe de l'hôte.

En revanche, bien que floricoles, les femelles prélèvent une certaine quantité d'hémolymphe lorsqu'au cours de l'infestation de l'hôte, elles réalisent la perforation avec leur trompe. Diverses observations l'attestent :

Lorsqu'une femelle, qui n'a pas pondu depuis 24 heures au moins, introduit sa trompe dans le corps d'un hôte, elle s'attarde beaucoup plus dans cette attitude que lors des infestations successives. Cette impression est nettement renforcée par l'observation des agissements de la femelle mise en présence d'un hôte exsangue. Avec un tel hôte, le temps durant lequel la trompe plonge au sein de la plaie s'allonge anormalement. Tout cela conduit à penser que la femelle pompe une certaine quantité d'hémolymphe.

Source : MNHN, Paris

Dans quelques cas j'ai vu la femelle aspirer l'hémolymphe suintant extérieurement de la perforation. En revanche, je ne suis pas arrivé à espter l'attention d'une femelle avec un papier imbibé d'hémolymphe.

De cet ensemble de coustatations, je crois pouvoir conclure que la femelle d'*Acyglossa pollinosa* se nourrit aux dépens de l'hémolymphe lors de la réalisation de la perforation du tégument préalable à la ponte. Ces deux actes — perforation et nutrition aux dépens de l'hémolymphe — sont intimement liés. Ce mode de nutrition ne semble plus pouvoir être dissocié de l'acte de ponte. Je n'ai effectivement jamais obtenu expérimentalement de perforations en dehors de la ponte.

Le comportement nutritionnel d'*A. pollinosa* et des *Acridomyia* est, parmi ceux observés chez les entomophages, des plus originaux. Je préciserai au Chapitre VI (voir p. 183) en quoi il se singularise.

5. Signification du comportement de ponte.

Le comportement imaginal, qui préside à l'infestation, comprend plusieurs phases essentielles : reconnaissance de l'hôte, attaque, perforation du tégument à l'aide de la trompe, retournement, recherche de l'orifice de ponte, introduction de l'oviscapte, ovojection.

Ces différentes phases apparaissent comme une série d'actes réflexes stéréotypés déclenchés par divers facteurs tels les stimuli olfacto-visuels coopérant à la reconnaissance et l'orientation de l'hôte, le contact hémolymphe/oviscapte guidant la découverte de la perforation, etc.

Normalement ces stimuli se produisent dans l'ordre, entraînant le déroulement des diverses phases selon un mode déterminé.

Mais des inversions accidentelles dans l'ordre d'apparition des divers stimuli, dont certains (tel celui du contact hémolymphe/oviscapte) sont dominants, peuvent entraîner des modifications de l'enchaînement habituel des phases du comportement, voire même la suppression de certaines d'entre elles (phases de perforation et de retournement).

La suppression de la phase de perforation peut être, également, « intentionnelle », non déclenchée par acte réflexe. Cette alternative nous oblige à reconnaître l'existence d'un contrôle de la séquence des actes réflexes par le système nerveux central. Ce contrôle est d'ailleurs apparu avec netteté lorsque la Mouche placée expérimentalement dans des situations particulières (impossibilité de découvrir l'orifice de perforation chez un hôte exsangue) suspend la séquence en cours pour en commencer une autre.

*
* *

Il est toujours hardi de vouloir assigner une signification phylogenétique à un acte de comportement, mais il me paraîtrait regrettable d'avoir pu constater certains phénomènes biologiques aussi particuliers et de ne pas en souligner l'intérêt.

Il était ici tentant d'essayer d'établir un rapport entre le comportement imaginal des femelles d'*Acyglossa pollinosa* et les étapes probables de la genèse du parasitisme ches cet entomophage. Dans ce comportement, deux points peuvent avoir une signification particulière :

— le premier réside dans l'acceptation par la femelle de déposer ses œufs dans des tronçons de *Barbitistes fischeri* destinés à se décomposer à brève échéance, et je me dois d'insister sur la facilité avec laquelle on obtient la ponte sur de tels fragments bien qu'aucun œuf déposé dans ces hôtes sectionnés et conservés dans des conditions diverses n'ait jamais subi le moindre commencement de développement;

— le deuxième réside dans la facilité avec laquelle la phase de perforation réalisée avec la trompe est supprimée lorsque l'ovisespte entre en contact avec la plaie de l'hôte.

Ces deux particularités, spécialement la première, semblent du point de vue biologique dénuées de sens. Elles pourraient mieux se comprendre si on les considérait comme un comportement vestigial inscrit dans le patrimoine héréditaire de l'évolution de l'espèce. On expliquerait mieux, par exemple, ces faits si l'on imaginait que la femelle, d'abord sarcophage et pondant ses œufs dans des esdavres frais partiellement écrasés, soit devenue parasite à l'occasion d'un phénomène nouveau qui aurait été la réalisation de la ponte à travers l'orifice pratiqué avec la trompe, celui-ci ayant peut-être été initialement utilisé dans un simple but de nutrition aux dépens de l'hémolymphe de l'hôte. La perforation réalisée avec la trompe, mise à profit pour la ponte, aurait permis l'infestation d'un hôte non lésé. La ponte et la perforation d'abord indépendantes auraient acquis, de ce fait, des rapports de plus en plus étroits.

Source : MNHN, Paris

Le parasitisme serait alors apparu par la voie maternelle et comme la conséquence de son comportement nutritionnel [1].

Il ne faut voir dans cette opinion qu'une hypothèse de travail qui pourra peut-être s'avérer féconde le jour où, d'une part, un plus grand nombre d'espèces se nourrissant aux dépens de l'hôte seront connues et permettront une étude comparative, et, où, d'autre part, une expérimentation plus poussée précisera complètement le déterminisme de ce comportement nutritionnel et du comportement de ponte auquel il est lié. Alors, il y aurait peut-être là une voie nouvelle pour aborder le problème de la genèse du parasitisme dont seule, à l'heure actuelle, l'étude des parasites occasionnels et facultatifs peut nous donner une idée.

D. VIE PRÉIMAGINALE

Les données sur la vie préimaginale d'*Acyglossa pollinosa* ont été établies par dissection de 259 hôtes infestés dans la nature et 182 au laboratoire qui m'ont procuré 2 343 larves parasites aux divers stades.

Les renseignements les plus complets résultent des dissections, réalisées de 24 heures en 24 heures après infestation au laboratoire, des hôtes élevés dans des conditions identiques et déterminées. J'ai pu ainsi suivre, chronologiquement à partir de l'infestation, l'évolution des divers phénomènes biologiques concernant le développement des œufs, la vie des larves (longévité, croissance, nutrition, etc.) ou résultant d'interactions dans le couple hôte/parasite (actions du parasite sur la mue, l'appareil génital et la durée de vie de l'hôte, etc.).

Les résultats obtenus grâce aux infestations faites *in vitro* ont été contrôlés par l'observation des modalités parasitaires telles qu'elles se rencontrent dans les conditions naturelles.

I. VIE PRÉNYMPHALE

1. Phase endoparasitaire.

Bien que la vie endoparasitaire se définisse par l'établissement d'interactions entre le parasite et l'hôte (voir Chap. VI) qui ne sauraient exister avant le premier stade larvaire, j'étudierai ici — pour faciliter l'exposé — la biologie des œufs. En effet, ces derniers, déposés par groupe par la femelle à l'intérieur de l'hôte — donc appartenant à la phase endoxénique (voir Chap. VI) — présentent les uns par rapport aux autres un étalement du développement qui se répercute sur toutes les phases de la vie préimaginale.

a. *L'œuf.*

α. Localisation.

Lorsqu'on dissèque un hôte, tout de suite après l'infestation, on rencontre les œufs, réunis en paquets, dans la zone sous-jacente à l'orifice de ponte. Les dissections plus tardives montrent plus rarement les œufs ainsi agrégés. Une certaine dispersion se produit donc, peut-être, par suite de l'action des courants hémolymphatiques et des mouvements des viscères.

La localisation des œufs demeure cependant influencée par l'emplacement où a eu lieu la ponte. Lorsque celle-ci a été dorsale, et cela arrive souvent, les œufs demeurent dans le sinus péricardique. Quand la perforation a été réalisée dans la région latérale de l'abdomen de l'hôte, les œufs se retrouvent au milieu des lobules du corps gras sous-jacents. Un certain nombre d'entre eux adhèrent à ce tissu. Quelques œufs tombent au fond du sinus péri-viscéral.

De toute façon, la dispersion des œufs est limitée et dans les conditions normales on les retrouve uniquement dans la cavité abdominale.

β. Étalement du développement embryonnaire.

Les divers œufs pondus (voir Tableau IV) lors d'une ovojection ne se développent pas tous avec la même vitesse. Cet étalement du développement embryonnaire m'est d'abord apparu lorsque j'ai constaté, à la dissection d'hôtes n'ayant reçu qu'une ovojection, la coexistence de larves néonates et d'œufs non complètement incubés. J'ai pu l'observer, ensuite, de près en comparant — dans les divers œufs pondus en une seule fois — les changements morphologiques visibles qui traduisent les progrès de l'ontogenèse.

1. L'origine imaginale du parasitisme est, chez cette espèce, confirmée par le comportement des larves (voir *infra*).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IV. — **Détermination de la longévité des divers stades préimaginaux. Mise en évidence du développement échelonné**
(d'après 130 dissections d'hôtes infestés *in vitro*)

		Journées écoulées depuis l'infestation																							
		De 1 à 4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17 à 19	20 à 22	23 à 25	26 à 28	29 à 31	32 à 34	35 à 37	38 à 40	41 à 43	44 à 46	47 et 48
Nombre de dissections		15	2	2	6	5	3	4	5	2	3	6	5	7	15	10	5	5	1	2	4	7	2	2	2
Nombre de	Œufs non embryonnés	168	5	7	63	55	28	56	47	37	14	48	25	44	59	50	16	5	0	0	0	0	1	0	0
	Œufs embryonnés	–	10	8	24	8	24	4	24	3	4	13	6	21	57	27	9	4	0	0	0	10	0	0	0
	Larves I (dans l'œuf)	–	–	–	–	–	–	9	8	1	1	1	3	11	11	10	3	4	0	0	1	0	0	0	0
	Larves I écloses	–	–	–	–	–	–	–	1	5	11	9	18	16	44	26	13	11	3	8	1	5	0	1	0
	Larves II	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	6	12	20	12	8	2	7	8	6	1	0	0
	Larves (II–III)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	–	1	–	1	–	–	–	–	–
	Larves III	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	7	5	9	18	6	14	13	17	5	6	3
	Pupes	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	23	17	17	6	13	5	1
Mort de l'hôte		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+

Source : MNHN, Paris

Sans entrer dans le détail du développement embryonnaire, j'ai distingué pour les besoins de la cause :

— des œufs ne présentant pas de début de développement visible, c'est-à-dire à structure homogène;

— des œufs partiellement incubés, montrant une structure hétérogène (présence de formations sphériques, apparition d'un étranglement céphalique ou de la segmentation abdominale);

— des œufs contenant une larve inerte;

— des œufs renfermant une larve mobile [1].

A la dissection des hôtes, effectuée à divers moments régulièrement espacés après l'infestation, les différents œufs déposés lors d'une ovojection ne se présentent presque jamais à la même phase de développement. Cet étalement ne montre aucune régularité; en effet je n'ai pas noté qu'un seul œuf, ou qu'un petit nombre d'œufs, soit toujours en avance ou en retard dans son développement par rapport à celui des autres ou qu'il y ait une progression régulière dans le décalage du développement des divers œufs. L'étalement apparaît anarchique. L'échelonnement, dans le temps, du développement embryonnaire n'est pas un phénomène exceptionnel mais un processus constant, que j'ai observé plus d'une centaine de fois mais auquel je ne suis pas parvenu à trouver une explication valable. Il semble que l'instant de la fécondation ne puisse être mis en cause puisque les œufs ne demeurent pas dans les voies génitales dans lesquelles ils ne descendent — en passant devant le débouché des spermathèques — qu'au moment de l'ovojection. Tout laisse donc présumer que les œufs d'un même lot sont tous fécondés en même temps.

Ce n'est pas la première fois que des phénomènes plus ou moins similaires à un retard dans le développement préimaginal sont signalés chez les Anthomyiidés. Plusieurs auteurs (Thompson 1937, Tripp 1954 : 185, Tate 1960 : 529) ont remarqué que des Anthomyiidés parasites ou même phytophages ne présentaient que deux, voire qu'un seul, stades larvaires. Tripp (1954 : 189) a pu montrer que ces exceptions au trimorphisme larvaire n'étaient qu'apparentes et dues au fait que l'éclosion de l'œuf pouvait se produire très tard et libérait des larves déjà au stade II ou au stade III; les stades précédents ne se rencontraient pas à l'état libre, mais existaient dans l'œuf où avaient eu lieu les mues.

Le retard du développement embryonnaire ou le retard à l'éclosion sont des phénomènes biologiques peu courants qui se rencontrent chez des Diptères appartenant à la famille des Anthomyiidés. Actuellement, je ne suis pas en mesure de savoir si l'étalement du développement des œufs d'*Acyglossa pollinosa* traduit une particularité de la physiologie propre à cette espèce, résulte d'une interaction parasitaire ou est, au contraire, un phénomène biologique propre à certains représentants des Anthomyiidés.

γ. Durée d'incubation.

L'échelonnement du développement embryonnaire rend difficile l'estimation du délai d'incubation.

Aucun œuf ne présente de début de développement visible avant le 5e jour après l'infestation et ce n'est que vers le 9e jour que des larves bien formées mais encore immobiles peuvent être aperçues. A partir du 10e jour, les premières larves remuent dans l'œuf. Les premières écloses apparaissent 11 jours après l'infestation, ce qui représente la durée minimale d'incubation.

La durée maximale est difficile à définir, car, lorsqu'on trouve des œufs, embryonnés ou non, on ne peut savoir s'ils sont en voie d'évolution ou morts. J'ai pu cependant me faire une opinion de la valeur de cette durée en considérant des œufs contenant des larves mobiles, donc vivantes. De tels œufs se rencontrent jusqu'au 27e jour après l'infestation et même au 36e jour. Ce dernier chiffre représente la durée d'incubation la plus longue que j'ai notée.

L'échelonnement du développement peut donc s'étaler sur 36 jours. Mais, en moyenne, la période d'incubation des œufs dure de 10 à 25 jours.

δ. Échecs du développement de l'œuf.

On ne peut, étant donné l'étalement des éclosions, se faire une idée de l'importance des échecs du développement des œufs que par dissection de l'hôte au moins 40 jours après l'infestation.

1. Les pièces buccales sont toujours orientées vers le micropyle. Il n'y a pas de retournement de la larve dans l'œuf.

Source : MNHN, Paris

Ces échecs semblent rares. Cependant la recherche des œufs dans un hôte adulte est délicate et il n'est pas impossible qu'un certain nombre d'œufs n'ayant pas évolué aient pu passer inaperçus.

Lorsque les échecs se produisent c'est, en général, au début du développement (stade homogène ou à l'apparition de la phase hétérogène). Ils n'affectent qu'un petit nombre des œufs déposés lors d'une infestation. Je n'ai relevé que deux cas où *tous* les œufs contenus dans l'hôte étaient encore au stade hétérogène respectivement 47 et 58 jours après l'infestation.

b. *La larve au stade I.*

L'étalement du développement embryonnaire et l'échelonnement consécutif des éclosions rendent difficiles l'établissement de la durée de vie des divers stades larvaires.

D'après les données réunies dans le Tableau IV, on peut voir que les larves I apparaissent 11 à 12 jours après l'infestation et les larves II entre le 15e et le 16e jour. Le délai de 4 jours représente la durée la plus courte de la vie du stade I.

La durée maximale ne peut plus être précisée du fait de l'échelonnement des éclosions. On trouve des larves I jusqu'au 30e jour et exceptionnellement jusqu'au 40e jour, des larves I vivant encore dans l'œuf le 36e jour, et des éclosions à 33 jours.

La croissance est nette; la larve I, au cours de son existence, quadruple sa taille. La longueur de la larve à l'éclosion varie de 0,37 à 0,5 mm et celle des individus âgés atteint au maximum 1,75 à 1,9 mm. La largeur passe de 0,2 à 0,5 mm.

Les larves I vivent librement dans l'hémocœle mais se rencontrent presque uniquement dans l'abdomen et bon nombre dans le sinus péricardique.

Leur tube digestif, transparent à l'éclosion, devient, chez les larves plus âgées, opalescent mais reste incolore. Il présente, tout au plus, un reflet bleuâtre ou jaunâtre à peine prononcé. On peut supposer que le régime est plasmophage. La larve I accumule déjà des réserves. Le corps gras se constitue sous forme de lobules blanchâtres donnant à la larve, d'abord byaline, un aspect opaque et légèrement blanchâtre.

Faute d'avoir pratiqué de nombreux examens microscopiques, je n'ai pu que rarement observer des larves I en train de muer ou présentant dans leur organisation la coexistence des structures propres au stade I et II. Les exuvies I sont extrêmement difficiles à découvrir. Certaines ont été trouvées au niveau du septum péricardique.

c. *La larve au stade II.*

Les premières larves II sont apparues (voir Tableau IV) avec certitude 15 jours après l'infestation et les larves III, à une exception près (apparue le 17e jour), se montrèrent vers le 19e jour. La durée minimale du stade II est donc supérieure à 4 jours. Les larves II vivantes se voient du 15e au 41e jour après l'infestation.

Ces larves, libres pendant toute leur vie, se déplacent davantage que les larves I. Elles séjournent moins fréquemment dans le sinus péricardique (bien que bon nombre d'exuvies II se trouvent dans cette région attestant la fréquence non négligeable de leur localisation en ce lieu). En revanche, on en observe dans toute la cavité générale de l'hôte (y compris les régions thoracique et céphalique) à l'exclusion des appendices.

La longueur des larves II passe de 1,75 à 3,85-4,5 mm et leur largeur de 0,5 à 1,5-1,7 mm.

Le tube digestif, incolore chez les jeunes, devient jaunâtre à la fin de la vie. La nutrition doit vraisemblablement devenir plasmo-bématophage. Le corps gras continue à se développer.

J'ai pu observer des larves III encore revêtues de l'exuvie du stade II et des larves II présentant superposées les structures morphologiques propres au stade II et III (pièces buccales et stigmates). L'apparition des stigmates précède celle des ébauches des pièces buccales.

Les exuvies demeurent un peu partout dans la cavité thoraco-abdominale de l'hôte et en particulier au-dessus du septum dorsal, dans le sinus péricardique où on les voit parfois groupées par 2, 3 ou 4 côte à côte. J'en ai trouvé, en partie ou totalement, engagées dans l'épaisseur de la paroi septale, contre le tube digestif, adhérentes au jabot, au gésier ou aux tubes de Malpighi, quelquefois sur l'œsophage, dans la capsule céphalique, contre les parois latérales de l'abdomen, au milieu du corps gras.

d. *La larve au stade III.*

Les premières larves III se montrent exceptionnellement le 17e jour après l'infestation mais c'est à partir du 19e jour qu'on les observe régulièrement (voir Tableau IV). On en voit jusqu'au 48e jour. Les premières larves mûres quittent l'hôte le 28e jour. La durée minimale du stade III est de l'ordre de 9 à 11 jours.

Source : MNHN, Paris

Les larves III, jamais fixées, ne sont pas plus localisées que les larves II.

Les larves III venant de muer (encore revêtues de l'exuvie II mesurent en moyenne 4 × 1,6 mm et les larves à terme 7,5 × 3 mm. Leur taille n'a pas tout à fait doublé au cours de leur vie. Le tube digestif devient franchement jaune. Les follicules de corps gras sont abondants et blanchâtres.

Au moment de quitter l'hôte, il n'y a pas dépôt de cordons de déjection et on ne constate aucune lésion. Dans le cadre de nos observations, *Acyglossa pollinosa*, à aucun moment de sa vie larvaire ne passe par une phase de sarcophagie. Le régime doit rester exclusivement plasmo-hématophage. C'est là une constatation qui mérite quelques réflexions. Elles seront évoquées Chapitre VI.

e. *Aspects globaux.*

α. Irrégularité de la croissance larvaire.

Durant les trois stades, la croissance ne s'accomplit pas d'une manière régulière : l'accroissement relatif en longueur $\frac{L-l}{l}$ (l étant la longueur de la jeune larve venant de muer, L la longueur en fin d'existence, $L-l$ l'accroissement linéaire absolu) de chaque stade diminue progressivement du stade I au stade III. Il est respectivement de 2,8; 1,1 et 0,87.

L'accroissement relatif du dismètre est, pour les lerves des stades I à III, de 1,5; 2,4 et 0,87. Il est le plus élevé pendant la vie du stade II.

β. Étalement de la vie larvaire.

L'aspect le plus particulier de la vie larvaire réside dans l'étalement dans le temps du développement des divers individus issus d'une même infestation.

Ce n'est pas une différence de vitesse de croissance des larves, mais les retards successifs dans l'éclosion des œufs (voir *supra*) qui provoquent, au départ, un décalage du développement des larves.

Lorsqu'on dissèque un hôte environ 20 jours après l'infestation, on trouve tous les stades, de l'œuf embryonné à la larve III (voir Tablesu IV). Cette situation est pratiquement générale et il est rare de trouver des hôtes hébergeant des parasites qui soient tous, ou presque tous, au même stade; il est même rare d'en rencontrer deux au même stade de développement (même stade et même taille).

L'étalement qui peut se produire, entre le parasite le plus avancé et le plus retardé, est souvent extrême. J'ai pu voir, chez un hôte, éclore un œuf 8 jours après qu'une larve mûre soit sortie. La vie endoparasitaire voit, de ce fait, sa durée s'échelonner de 28 jours pour les larves les premières écloses jusqu'à 48 jours pour les dernières.

γ. Grégarisme larvaire.

Le nombre d'œufs déposés par une femelle lors d'une ovojection, est de l'ordre d'une dizaine en moyenne (voir Tablesu IV) et peut s'élever jusqu'à 35 lors d'attaques répétées.

Ce chiffre s'accroît encore lors d'infestations multiples. J'ai pu *in vitro* obtenir le dépôt dans un seul hôte de 54 œufs à la suite de l'ovojection de 3 femelles, de 58 œufs par 4 femelles et 94 œufs par 6 femelles. Au cours de mes expériences, 1 916 œufs ont été déposés dans 176 hôtes ce qui représente une moyenne de 10,2 œufs par hôte.

Dans la nature, le nombre de parasites hébergés par hôte, établi par dissections des *Barbitistes*, a été de 1 à 30, avec 6 comme mode (109 hôtes m'ont procuré 1 010 parasites, soit en moyenne 9,3 par hôte).

Le grégarisme larvaire est donc de règle chez *Acyglossa pollinosa* mais le nombre moyen (9-10) de parasites hébergés y est plus faible que chez *Acridomyia canadensis* et *A. sacharovi* (20 à 30).

Il est fréquent de voir invoquer, dès que plusieurs parasites sont hébergés par un même hôte, la question de la concurrence vitale. Arnoux & Remaudière (1946 : 57) ont, à propos d'*A. sacharovi*, attribué l'échelonnement du développement larvaire à une accumulation de parasites responsable, d'après Roehrich (1951 : 489), de la « concurrence alimentaire ».

Mes observations ne me permettent pas de retenir cette hypothèse chez *Acyglossa pollinosa*. La disparité d'âge, observée à un instant donné, des larves vivant dans un même hôte ne résulte pas d'une concurrence alimentaire mais de l'étalement du développement embryonnaire. Il n'est d'ailleurs pas possible d'invoquer l'épuisement des ressources alimentaires chez *A. pollinosa* où l'échelonnement du développement larvaire se produit même si

Source : MNHN, Paris

l'on ne rencontre que quatre ou cinq parasites dans un hôte qui est capable d'en héberger une vingtaine.

La cohabitation des larves d'*A. pollinosa* est naturelle et pacifique. Sur près de 2 000 stades larvaires observés, je n'ai pas souvent constaté chez l'un d'eux des traces de blessure. Il est rare de trouver des larves mortes avant l'émergence des premières larves mûres et leur mort ne résulte alors ni de traumatisme accidentel ni de « déplétion alimentaire ». Quelques larves de divers stades paraissent s'affaiblir et finissent par mourir avant l'hôte. Mais c'est là le fait d'une minorité et leur mort ne se produit qu'après des sorties répétées de larves ayant atteint la maturité avant elles. Il devient alors difficile de connaître les causes exactes de cette mortalité. Ces larves ne présentent aucune trace de traumatisme.

2. Phase libre.

A la fin de la période trophique, les larves à terme abandonnent l'hôte en perforant, à l'aide de leurs crochets buccaux, la partie dorsale de la membrane collaire.

La sortie des larves s'effectue la nuit ou de bonne heure le matin. Au laboratoire, les premières sorties ont lieu à partir du 28e jour d'infestation et se poursuivent jusqu'au 48e jour. Pour un même hôte, la sortie des diverses larves s'échelonne sur plusieurs jours (jusqu'à 18, étalement maximum observé) avec une cadence variable d'une ou deux larves toutes les 24 ou 48 heures, parfois plus. Nous retrouvons donc, dans la sortie des larves, l'échelonnement constaté tout au long du développement larvaire. Plusieurs larves peuvent sortir à la file par le même orifice.

Le stade de l'hôte au moment où les premières larves émergent est variable. Cela est fonction de la synchronisation plus ou moins bien établie, chaque année, des cycles de l'hôte et du parasite et surtout de la date de l'infestation. Certaines années, les larves émergent alors que l'hôte est au stade IV alors que d'autres, aucune larve n'a émergé lorsqu'il atteint le stade adulte. Assez souvent, les sorties commencent lorsque l'hôte est au stade larvaire et se poursuivent après la mue imaginale.

Les larves glissent le long du corps de l'hôte auquel elles adhèrent grâce à leur tégument humide et se retrouvent sur le sol.

La perforation de la membrane collaire qui s'accompagne d'une hémorragie importante est obstruée quelques heures après la sortie. La « cicatrice », de forme arquée, disparaît à la mue de l'hôte.

3. Particularités de la vie larvaire.

a. *Conséquences de l'échelonnement du développement.*

L'étalement du développement des divers individus-parasites hébergés dans un hôte pose le problème des chances de survie des larves retardataires, en particulier après la sortie des premières. Pour répondre à cette question, j'ai essayé de savoir, au laboratoire d'une part, et dans la nature d'autre part, quel était le nombre des larves arrivant au terme de leur développement par rapport au nombre total des parasites hébergés dans chaque hôte.

Dans les conditions du laboratoire. — De 2 à 11 larves ont pu atteindre le terme de leur développement et sortir d'un seul hôte. Le temps écoulé entre la sortie de la première et celle de la dernière larve a varié de 1 à 16 jours.

Après chaque sortie, la membrane collaire se « cicatrise », mais l'hôte finit par succomber après la sortie d'un certain nombre de larves. L'autopsie a montré que la mort survient avant que tous les parasites aient atteint leur complet développement. Les retardataires, alors condamnés à périr, se trouvent aux stades les plus divers (de l'œuf à la larve III). Dans quelques cas, la majorité ou la totalité des parasites ont pu assurer leur complet développement.

Les chances de succès du développement des larves retardataires sont fonction de l'amplitude de l'étalement du développement embryonnaire et de la résistance — et par suite, du délai de survie — de l'hôte (nous envisagerons plus loin la durée de cette survie).

Il n'y a pas toujours un rapport net entre le nombre total de larves ayant infesté un hôte, la survie de ce dernier et le nombre de larves atteignant le terme de leur croissance (par exemple, 11 larves ont abandonné un hôte qui en renfermait 18, et 2 larves ont abandonné un hôte n'en renfermant que 9).

Vingt hôtes infestés *in vitro* livrèrent passage à 76 larves à terme ; l'autopsie révéla que le nombre total de parasites hébergés était de 206. Le taux moyen du succès du développement a été, dans cet exemple, de 76/206 soit environ 33 %.

Source : MNHN, Paris

Un nombre variable de parasites arrive donc à assurer son complet développement mais la majorité d'entre eux voit leurs chances de survie compromises par la mort de l'hôte.

Dans la nature. — Il était intéressant de soumettre ces résultats établis *in vitro* à un contrôle dans des conditions naturelles.

Pour cela, des *Barbitistes fischeri* infestés dans la nature sont récoltés juste avant la période de la sortie des larves et conservés au laboratoire. Pour chaque cas, je note le délai de survie de l'hôte, le nombre de parasites arrivant au terme de leur croissance, le taux de succès du développement, la durée de l'échelonnement des sorties, etc.

L'étalement du développement larvaire et de l'émergence des parasites observé dans les conditions expérimentales se retrouve d'une manière quasi générale chez les hôtes infestés dans la nature. De 1 à 9 larves à terme ont été obtenues à partir d'un hôte, leur sortie s'étalant sur 1 à 18 jours, parfois davantage. Au moment de la mort de l'hôte, un certain nombre de larves à divers stades voient leur existence compromise; par exemple, 20 hôtes isolés ont donné 83 larves à terme alors qu'ils hébergeaient, en tout, 216 parasites. Le taux de succès du développement a été, dans ce cas, de 83/216 soit environ 37 %, chiffre voisin de celui établi dans les conditions expérimentales.

La période d'étalement des sorties paraît toutefois ici plus longue et le taux de succès légèrement plus élevé. En moyenne, un peu plus du tiers des parasites contenus dans un hôte arrive à son complet développement. On trouve cependant des cas où la majorité, voire la totalité, des parasites contenus dans l'hôte parviennent à terme, et inversement des cas où un nombre faible de parasites arrivent à accomplir leur cycle.

Pour préciser encore le taux de succès du développement dans les conditions naturelles, j'ai essayé de l'établir, après la période de sortie des larves, en dénombrant, par dissections d'hôtes présentant une cicatrice collaire et récoltés tardivement sur le terrain, le nombre d'exuvies II demeurées dans la cavité générale et en le comparant au nombre total des parasites hébergés. J'ai constaté que de tels hôtes ne contenaient plus de larves vivantes, peu ou pas de larves mortes, mais renfermaient des exuvies en nombre parfois élevé (de 1 à 15 et même 20 exuvies II). Les récoltes tardives sur le terrain, où il s'est effectué une sélection naturelle, montrent donc que chez des *Barbitistes* ayant survécu plus longtemps que la majorité des individus parasités, le développement échelonné de toutes les larves a pu se poursuivre jusqu'à son terme. L'étalement du développement embryonnaire et l'échelonnement du développement larvaire qui en résulte n'entraînent donc pas obligatoirement la mort des larves retardataires dans la mesure où l'hôte survit suffisamment longtemps.

L'étalement des éclosions des œufs d'*Acyglossa pollinosa* déposés au même moment, par une femelle dans un seul hôte, est un processus normal qui se répercute sur le développement des larves jusqu'à leur sortie et à la formation des pupes. Si la majorité ou la totalité des larves cohabitantes arrive parfois à se développer, dans la plupart des cas une grande partie d'entre elles est condamnée à périr par suite de la mort de l'hôte résultant de la sortie des premiers parasites. L'étalement du développement ne compromet donc les chances de survie des larves retardataires qu'indirectement.

b. *Coparasitisme.*

La cohabitation des larves d'*Acridomyia sacharovi* avec des larves de *Gesneriodes lineata* Fall. (*Diptera Sarcophagidae*) a été signalée par Remaudière (1947 : 118).

Les cas de coparasitisme chez *A. pollinosa* ont été exceptionnels.

Cependant, au cours des mois de mai, juin 1965, j'ai assisté à une recrudescence simultanée des taux d'infestation d'*A. pollinosa* et du Sarcophagidé *Blaesoxipha ungulata* (Pand.) qui se sont respectivement élevés jusqu'à 33 et 13 % (sur 100 individus). Ces circonstances m'ont permis d'observer une quinzaine de cas de coparasitisme et en particulier un hôte qui, ayant été infesté par 8 larves d'*A. pollinosa*, a survécu à leur sortie et a pu héberger ensuite un Sarcophagidé jusqu'à son complet développement.

Le nombre d'individus cohabitant était élevé, du fait du grégarisme larvaire d'*A. pollinosa*. Dans les cas extrêmes, j'ai dénombré jusqu'à 24 larves d'Anthomyiidés (6 à terme) et 2 larves II de Sarcophagidés dans le même hôte, ou 20 larves d'Anthomyiidés (9 à terme) vivant avec 6 larves de Sarcophagidés (2 à terme).

Le plus souvent, les deux espèces de larves vivaient ensemble sans que l'on puisse distinguer de prépondérance de l'une sur l'autre. J'ai pu voir les deux parasites atteindre la maturité et quitter l'hôte ensemble.

Sur 182 larves d'Anthomyiidés vivant avec celles de Sarcophagidés, une seule montrait

Source : MNHN, Paris

des blessures. En revanche, sur les 25 larves de Sarcophagidés, 7 étaient blessées, mourantes ou mortes. Il ne m'a pas toujours été possible de savoir si ces traumatismes ont été le fait des larves d'Anthomyiidés ou d'autres larves de Sarcophagidés — lorsqu'il y en avait plusieurs — l'élimination des larves surnuméraires n'étant pas rare chez les Sarcophagidés parmi des individus de la même espèce. Cependant, j'ai observé à trois reprises une larve III de *Blaesoxipha ungulata* qui, bien que seule de son espèce, mais cohabitant avec des larves III d'*A. pollinosa*, était morte et présentait des blessures.

La cohabitation des larves de *B. ungulata* et d'*A. pollinosa* apparaît possible jusqu'au développement complet des individus des deux espèces. Les Anthomyiidés, en particulier, ne souffrent pas de la présence des Sarcophagidés; ces derniers, dans certains cas tout au moins, seraient davantage incommodés par la cohabitation. C'est là une conclusion d'autant plus surprenante que les larves III de Sarcophagidés sont sarcophages alors que celles d'Anthomyiidés ne le sont pas et que l'élimination par traumatisme des larves surnuméraires, fréquente chez les larves de Sarcophagidés entre elles, n'existe pas chez celles d'Anthomyiidés.

Usuellement, les Tachinidés ne semblent pas se rencontrer, en Provence, chez *Barbitistes fischeri*. J'ai noté une fois une larve 1 vivante d'*Acemyiina sp.* chez un *B. fischeri* qui hébergeait déjà 7 larves III d'*A. pollinosa*.

11. NYMPHOSE ET HIVERNAGE

Une fois parvenues au sol, les larves s'abritent dans des anfractuosités (je les ai rarement vues s'enterrer) et se transforment en pupes dans les heures qui suivent pour passer l'hiver et peut-être une période plus longue.

Je dois signaler l'échec de l'étude de la vie nymphale d'*Acyglossa pollinosa*. Je n'ai pas pu trouver de puparia dans la nature; par contre, j'ai obtenu plusieurs centaines de pupes au laboratoire; c'est en vain que j'ai essayé d'en faire éclore une seule. La plupart se sont desséchées. Celles placées en atmosphère humide ont survécu plus longtemps mais ont fini par mourir. Je n'ai pu déterminer systématiquement les conditions microclimatiques qui assurent la survie des pupes, n'étant pas outillé pour cela, et les essais empiriques réalisés dans les conditions écologiques variées (froid, chaleur, humidité, sécheresse) ont été sans résultat.

La diapause doit être difficile à rompre. C'est ce qu'on avait signalé pour *Acridomyia sacharovi* (cf. ROEHRICH 1951 : 489) et *A. canadensis* (cf. SMITH 1958 : 250).

E. INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE

La vie des larves dans un hôte s'accompagne habituellement d'actions réciproques directes et indirectes.

La présence des larves d'*Acyglossa pollinosa* ne semble pas provoquer de réactions visibles de la part de son hôte. Les phénomènes d'encapsulement sont ici exceptionnels. Les quelques larves mortes que j'ai pu rencontrer n'apparaissaient pas altérées — quelques-unes présentaient tout au plus une légère mélanisation. Il n'y a jamais édification de siphon respiratoire.

Les actions du parasite sur son hôte sont plus manifestes. Parmi les actions indirectes, j'étudierai successivement l'influence du parasite sur le développement, l'activité génitale et le comportement de l'hôte. J'envisagerai ensuite les actions directes pratiquement limitées aux lésions consécutives à la sortie des larves. Je traiterai à ce propos la question de la survie de l'hôte.

I. INFLUENCE DU PARASITE SUR LE DÉVELOPPEMENT DE L'HÔTE

L'infestation a lieu alors que les *Barbitistes fischeri* sont à l'état de larves 1 à III; lorsque les parasites sortent, ils ont atteint un stade larvaire âgé ou le stade imaginal. La présence du parasite n'empêche donc pas la mue de l'hôte de s'effectuer et le développement de se dérouler normalement ou presque. Cependant n'influencerait-elle pas la vitesse de ce développement, c'est-à-dire soit le nombre des mues soit la durée des intermues?

Source . MNHN, Paris

1. Étude en laboratoire.

J'ai élevé, au laboratoire, dans des conditions similaires, deux lots de *B. fischeri*, l'un sain, l'autre infesté à une date connue et j'ai noté, aux fins de comparaison, pour chaque individu, les dates auxquelles se sont produites les mues successives, la sortie des parasites et la mort de l'hôte. Les résultats des autopsies ont complété ces renseignements.

Le nombre des mues de l'hôte n'est pas modifié, mais un certain retard du développement se traduisant par l'allongement de la durée des intermues peut apparaître chez les Sauterelles parasitées. Ce retard est en général faible. Il a été, en moyenne, de 0,7 jour pour le stade III (sur 46 mesures), de 2 jours pour le stade IV (sur 30 mesures) et de 1,4 jour pour le stade V (sur 16 cas) par rapport à la moyenne établie sur les individus sains. Cela représente, au moment de la mue imaginale, un retard global moyen de 3 à 4 jours.

Sur le plan individuel, certains hôtes parasités ne présentent pas de ralentissement de leur croissance alors que chez d'autres celui-ci peut dépasser 8 jours; mais de telles variations existent chez les Orthoptères sains et indépendamment de leur sexe (la vitesse de croissance étant en moyenne identique pour les mâles et les femelles).

Ce retard apparaît assez brutalement, c'est-à-dire affecte un ou deux stades larvaires au maximum et presque toujours les derniers (stade IV et V). Cela pourrait provenir du fait que le parasite n'est susceptible d'avoir une action notable que lorsqu'il atteint une certaine taille, ce qui nécessite un certain temps durant lequel l'hôte peut atteindre son avant-dernier ou dernier stade larvaire. J'ai tenté de voir s'il apparaissait un rapport entre l'allongement de l'intermue d'un stade donné et le délai écoulé entre l'infestation et le moment de la mue correspondante, c'est-à-dire avec la précocité de l'infestation par rapport à cette mue. Les données que j'ai rassemblées — sur 15 cas — laissent ressortir un allongement de la durée du stade IV (pris comme exemple) d'autant plus grand que le délai écoulé entre l'infestation et la date de la 5e mue est important. Ainsi, si la mue intervient avant le 18e jour de l'infestation, la durée du IVe stade larvaire (6,7 jours en moyenne) n'est pas modifiée. Si la mue se produit entre le 18e jour et approximativement le 23e jour, cette durée devient plus élevée en moyenne (7,6 jours). Si la mue a lieu après 24 jours d'infestation, la durée du IVe stade s'allonge sensiblement (10,2 jours en moyenne).

Il est intéressant de remarquer qu'il y a correspondance entre le temps nécessaire à l'apparition des larves III d'*Acyglossa pollinosa* (24 à 25 jours en moyenne) et les délais d'infestation, indiqués ci-dessus, compatibles avec l'apparition d'un allongement sensible de l'intermue. On peut donc admettre qu'un allongement de la durée des intermues de l'hôte se produit lorsque le parasite qu'il héberge est parvenu à une certaine taille (vraisemblablement le stade III), celle-ci est généralement atteinte après 24 jours d'infestation, l'hôte se trouvant alors au stade IV ou V [1].

Il y a des exceptions; par exemple un hôte subit sa 5e mue 33 jours après l'infestation et la durée du IVe stade ne s'est pas allongée (7 jours). Diverses causes peuvent les expliquer : le nombre des parasites hébergés, l'irrégularité de l'échelonnement du développement.

2. Étude dans la nature.

J'ai essayé de vérifier sur le terrain l'existence du retard dans l'apparition de la mue chez les derniers stades larvaires de l'hôte parasité, mis en évidence *in vitro*. Pour cela, j'ai suivi de près l'évolution de la population au moment de la mue imaginale, période où le retard accumulé est le plus important.

Si, au moment où la majorité de la population mue, le taux de parasitisme est plus élevé chez les individus au stade préimaginal que chez les individus adultes, il est évident que le parasitisme aura été la cause d'un retard à la mue. J'ai pu vérifier cette relation en 1965 dans des conditions favorables, le taux de parasitisme ayant atteint 30 %. Le 21 mai, toute la population de *Barbitistes fischeri* était à l'état préimaginal. Le 28 mai, la majorité des individus étaient adultes à l'exception de quelques retardataires demeurés au stade V ou au stade IV. A cette date, 206 *B. fischeri* furent disséqués. Les individus au stade IV montrèrent un taux de parasitisme de 92 % (12 individus sur 13), ceux au stade V un taux de 32 % (11 sur 34) et les adultes de 19,8 % (31 sur 156). Ces chiffres font clairement ressortir un taux de

1. Cela n'exclut pas l'existence éventuelle d'une sensibilité de l'hôte variable selon le stade.

Source : MNHN, Paris

parasitisme d'autant plus élevé que les individus sont en retard dans leur développement. Il a donc bien été enregistré, dans la nature et au moment de la mue imaginale, un allongement de la durée des derniers stades larvaires des hôtes parasités.

II. INFLUENCE DU PARASITE SUR L'ACTIVITÉ GÉNITALE DE L'HÔTE

A priori, le couple *Barbitistes fischeri-Acyglossa pollinosa* devrait permettre l'étude de l'influence du parasite sur l'activité génitale de l'hôte. Celui-ci est infesté à un stade larvaire et les parasites, souvent nombreux, y séjournent plus d'un mois. L'action du parasite s'exerce donc d'une manière durable et importante. De plus l'hôte, dans quelques cas, survit assez longtemps pour que l'on constate les effets du parasitisme.

Pour étudier l'influence du parasite, j'ai récolté des *B. fischeri* larvaires et je les ai placés isolément en élevage. Pour chaque cas, j'ai noté, éventuellement, les dates de la mue imaginale et de la dissection, l'état de l'appareil génital de l'hôte, le nombre et les dates de sortie des parasites. J'ai pratiqué parallèlement des dissections, de 24 en 24 heures, après la mue imaginale, pour suivre chronologiquement l'activité génitale des hôtes sains et les effets de la castration des hôtes parasités. J'ai noté, en particulier, chez les hôtes indemnes et chez les hôtes parasités, aux fins de comparaison, l'accroissement linéaire journalier des ovocytes vitellins ou l'augmentation quotidienne du nombre d'œufs mûrs présents dans les ovaires et les voies génitales (voir fig. 8 et 9).

Avant d'exposer les résultats de mes observations je rapporterai les principales phases de l'activité ovarienne des hôtes sains.

1. Activité ovarienne de l'hôte sain.

Au cours de la vie préimaginale on assiste à l'organogenèse de l'ovaire et à la multiplication des cellules germinales dans la partie terminale des ovarioles (germarium).

Au moment qui nous intéresse, c'est-à-dire à l'époque de la mue imaginale, la maturation est loin d'être commencée. La vitellogenèse n'a pas débuté ou à peine. Les ovocytes basaux (ovocytes 1) ne sont pas vitellins et leur taille est inférieure à 0,5 mm. Si l'on applique la nomenclature de PHIPPS (1949 : 541 et 1966: 80) établie chez *Locusta migratoria*, l'activité ovarienne est au stade 1 (phase immature). Chez certaines femelles où quelques ovocytes légèrement vitellins atteignent 1,3 à 1,5 mm, la phase II — préreproductrice — a débuté.

C'est durant la première semaine qui suit l'imaginalisation que l'on assiste à l'installation progressive de la phase de préreproduction : chez toutes les femelles, le nombre des ovocytes basaux devenant vitellins et dont la taille dépasse 1,5 mm, s'accroît jusqu'à atteindre le chiffre 17 (ce qui correspond à 1 ovocyte par ovariole). Il y a quelques variations individuelles. J'ai observé des femelles âgées de 5 jours chez qui les ovocytes non vitellins n'atteignent pas le millimètre. En moyenne, la phase préreproductrice de l'ovaire — caractérisée par l'état vitellin et la taille allant de 2,5 à 4 mm de la plupart des ovocytes basaux — est atteinte entre le 8e et le 10e jour.

Entre le 12e et le 15e jour qui suit la mue imaginale débute la phase reproductrice caractérisée par ses ovocytes basaux marrons, aplatis latéralement, à chorion induré et dont les dimensions en longueur ont atteint 4,5 mm. Ces « œufs » mûrs commencent à descendre dans les oviductes latéraux. A partir des 18e-20e jours, chaque oviducte contient une quinzaine d'œufs, ce qui correspond *grosso modo* à une ponte ovulaire par ovariole. La ponte ovulaire marque la fin de la phase prépubertaire de l'activité ovarienne et le début de la phase postpubertaire.

2. Action du parasite sur l'activité génitale femelle.

L'action du parasite sur l'activité génitale femelle a varié — dans une large mesure — en fonction de l'époque de sortie des larves hors de l'hôte.

De ce point de vue, trois cas se sont présentés :

1° Dans le premier, le plus fréquent, les parasites ont quitté l'hôte et entraîné sa mort avant qu'il n'ait pu accomplir sa mue imaginale. L'ovaire étant dans la phase de multiplication de ses ovocytes, l'action parasitaire ne pourrait s'exercer qu'au niveau du germarium

Source : MNHN, Paris

et ne pourrait être étudiée en détail que par des examens microscopiques que je n'ai pas réalisés. Nous verrons, ci-dessous, qu'il n'y a pas, en fait, action notable sur la multiplication des cellules germinales; aucun effet de castration n'a été constaté;

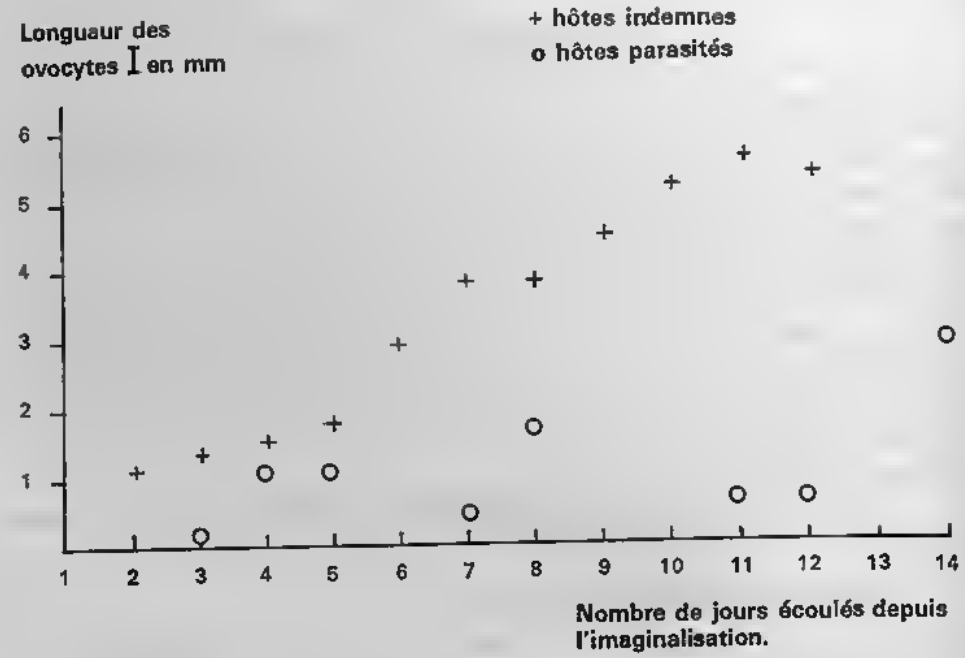

FIG. 8. — Graphique de la croissance linéaire quotidienne des ovocytes de l'hôte sain comparée à celle des ovocytes de l'hôte parasité par *Acyglossa pollinosa*

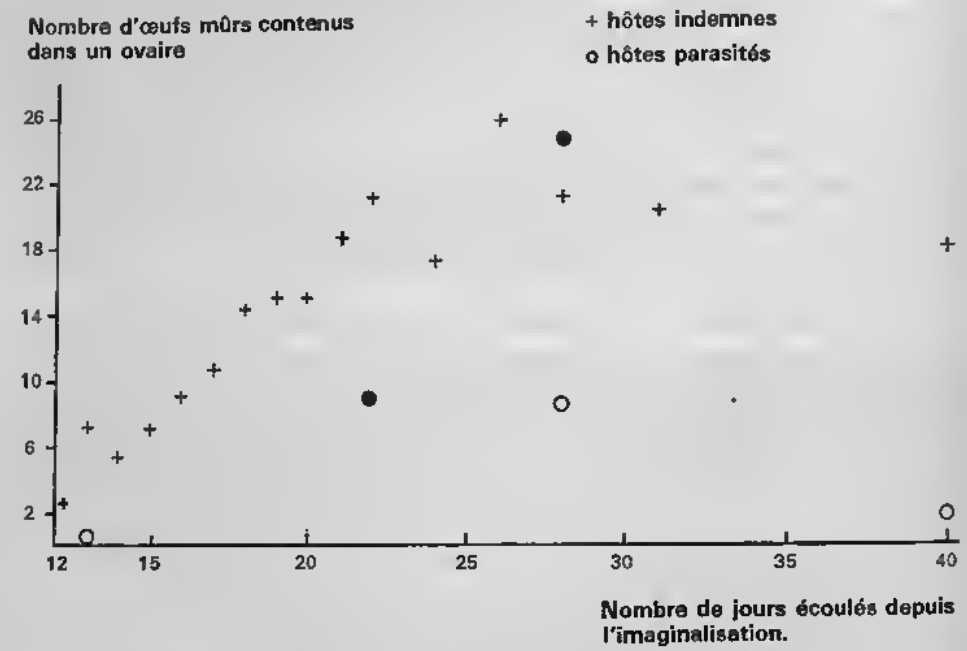

FIG. 9. — Graphique de l'augmentation journalière du nombre d'œufs mûrs dans l'appareil génital des hôtes sains et parasités par *Acyglossa pollinosa*

2° Dans le second cas (fig. 8 et 9), les parasites sont sortis avant la mue imaginale des hôtes mais ces derniers ont survécu assez longtemps pour que des observations soient

Source : MNHN, Paris

possibles. On assiste, dans les jours qui suivent l'imaginalisation, à une croissance des ovocytes, une vitellogenèse et une choriogenèse ralenties. Cette constatation permet de penser qu'il n'y a pas eu d'influence du parasite sur la multiplication des cellules germinales puisque, le parasite sorti, l'activité ovarienne, dès la mue imaginale, suit son évolution normale. Dans deux cas (fig. 9, ronds noirs) où l'hôte a survécu suffisamment longtemps, des œufs à terme ont été produits en nombre identique ou presque à celui des femelles saines;

3° Dans le 3e cas (ne représentant qu'une petite partie de la population infestée) les parasites sortent après que les hôtes aient subi leur mue imaginale (fig. 9, ronds blancs). Un effet de castration se manifeste avec plus ou moins de netteté — par ralentissement ou arrêt de la vitellogenèse, de la croissance ovocytaire et de la choriogenèse — selon que le nombre des parasites hébergés est grand et surtout que leur sortie est tardive (c'est-à-dire que l'action parasitaire s'exerçant au cours de la phase prépubertaire de l'activité ovarienne de l'hôte a été importante et durable). Comme la sortie des parasites se produit, en général, entre 1 et 4 jours après la mue imaginale l'effet de castration est faible; on assite à un simple ralentissement de la maturation des œufs. C'est seulement lorsque le parasite est sorti 10 à 15 jours après la mue imaginale de l'hôte que j'ai constsé une castration notable, la croissance ovocytaire étant arrêtée et la vitellogenèse n'ayant pas ou à peine débuté.

En outre, l'étude de l'effet de castration est compliquée par l'existence de l'échelonnement de la sortie des parasites, qui souvent débute avant l'imaginalisation et se poursuit après. L'effet de castration apparaît alors d'autant plus marqué que le nombre de parasites ayant quitté l'hôte après l'imaginalisation est grand et que les sorties sont tardives.

En pratique, l'action d'*Acyglossa pollinosa* sur l'activité ovarienne de *Barbitistes fischeri* est faible, soit parce que l'hôte meurt avant l'imaginalisation, c'est-à-dire avant que ne commence vraiment l'activité ovarienne (phase de croissance ovocytaire), soit parce que la sortie des parasites s'effectuant, pour la majorité d'entre eux, tôt après la mue imaginale, la croissance des ovocytes n'est alors que ralentie. Dans quelques cas seulement où les parasites sortent tardivement on constate des castrations effectives qui se traduisent par un arrêt de la vitellogenèse et de la choriogenèse.

La faiblesse de l'effet de castration, établie *in vitro* chez des hôtes dont la date d'imaginalisation était connue, fut corrohorée par des ohservations faites dans la nature, ches des hôtes dont j'ignorais l'âge :

— une femelle ayant hébergé 4 parasites dont 2 au moins sortirent après la mue imaginale montra à la dissection 10 ovocytes vitellins d'une taille supérieure à 3,5 mm et 7 œufs mûrs;

— une autre femelle ayant hébergé 12 parasites jusqu'à leur complet développement et 5 au moins ayant quitté l'hôte après la mue imaginale présentait 9 ovocytes vitellins de plus de 3,5 mm et 3 œufs mûrs dont 1 dans l'un des oviductes;

— une femelle adulte présentant une cicatrice collaire (1 larve au moins étant sortie après la mue imaginale) contenait 8 jeux d'exuvies d'*A. pollinosa* et 17 œufs dans les oviductes.

Ces ohservations montrent que lorsque les sorties précoces du parasite n'entraînent pas trop rapidement la mort de l'hôte, une production d'œufs — peut-être amoindrie — est possible.

La présence de spermatozoïdes dans les réceptacles séminaux des femelles parasitées prouve que le comportement génésique n'est pas supprimé et que la fertilisation des femelles a lieu.

Il ne m'a pas été donné d'ohserver la ponte des femelles parasitées.

3. Action du parasite sur l'activité génitale mâle.

Chez *Barbitistes fischeri* la spermatogenèse est nettement plus précoce que l'ovogenèse. Des spermatozoïdes nombreux et actifs sont présents dans les tubes séminifères des jeunes larves V venant de muer.

Les hôtes parasités, disséqués aussi bien au stade V qu'au stade imaginal, montraient tous dans les parties hasales de leurs tubes séminifères de nombreux spermatozoïdes actifs groupés en spermatodesmes. L'action du parasite sur la spermatogenèse apparaît donc nulle. Il est, certes, difficile de comparer la productivité des mâles sains et parasités. Mais l'examen microscopique des tubes spermatiques n'a pas laissé voir de différence nette dans la densité des spermatozoïdes.

Source : MNHN, Paris

La structure de l'appareil génital n'est pas modifiée, les glandes génitales accessoires ont un développement normal. Le comportement génésique n'a pas été observé.

III. INFLUENCE DU PARASITE SUR LE COMPORTEMENT DE L'HÔTE

N'ayant pas étudié systématiquement l'influence du parasite sur le comportement de l'hôte, j'indiquerai seulement quelques observations fragmentaires.

Les hôtes infestés se nourrissent normalement au laboratoire, le chant n'est pas annihilé. On ne note pas, chez l'individu parasité, de posture particulière et anormale. Cependant, une étude, portant sur 160 *B. fischeri*, entreprise au moment de la mue imaginale, a montré que le taux de parasitisme était plus élevé dans un lot d'individus récoltés au sol (70 % d'un lot de 55) que dans celui provenant d'individus capturés sur la végétation (20 % d'un lot de 105).

IV. LÉSIONS INTERNES

Aucun signe extérieur ne traduit la présence du parasite. La perforation réalisée par la femelle lors de la ponte n'est pas visible, elle disparaît à la mue; le hourrelet cicatriciel demeure sur l'exuvie et rien n'apparaît sur le nouvesu tégument.

Les lésions internes sont faibles ou nulles. On ne constate aucun traumatisme; il n'y a pas de trace mélanisée visible à l'autopsie. Tous les organes apparaissent macroscopiquement intacts, le corps gras n'est pas réduit. La perforation de la membrane collaire, réalisée lors de la sortie des larves, et l'hémorragie qui en résulte, constituent les seuls traumatismes notables; encore que cette perforation s'ohture rapidement et puisse même disparaître si l'hôte mue ultérieurement.

***

Cependant les perforations répétées de la membrane collaire et les hémorragies chaque fois renouvelées peuvent affaiblir l'hôte et provoquer sa mort. J'ai essayé de connaître quelles étaient les chances et les délais de survie de l'hôte aux sorties réitérées du parasite.

La survie d'un certain nombre d'hôtes est facile à constater par la dissection d'individus réeoltés dans la nsture bien après la fin de la période de sortie du parasite. A cette époque, on ne relève plus, chez certains individus, que la présence d'exuvies qui attestent le parasitisme et la survie à la sortie des larves. Le nombre variable d'exuvies, pouvant aller jusqu'à 20, montre que les survivants ne sont pas uniquement les moins parasités. En 1965, le 24 juin, 9 hôtes sur 65 (soit 14 % du lot) présentaient une ciestrice collaire et leur dissection montra qu'ils ne renfermaient plus que des exuvies.

Les observations sur le terrain ne peuvent nous renseigner sur la durée exacte de la survie ni sur le pourcentage réel de la population parasitée susceptible de survivre. Pour essayer de préciser ces deux aspects, j'ai isolé des hôtes infestés expérimentalement et des hôtes recueillis dans la nsture ches qui j'avais constaté la sortie d'une larve ou la présence d'une cicatrice collaire. J'ai noté les dates de sortie des diverses larves, établi leur échelonnement et estimé la durée et le pourcentage de survie :

— 88 % des individus d'un lot de 50 hôtes parasités, mis en ohservation, n'ont pas survécu plus de 10 à 15 jours à la sortie de la première larve et, du fait de l'échelonnement des sorties, n'ont pas survécu ou peu à la dernière constatée. J'attribue aux traumatismes consécutifs à la sortie répétée des parasites la responsabilité de la mort de l'hôte. Selon la précocité de l'infestation et l'étalement plus ou moins grand du développement des larves, la mort peut intervenir alors que l'hôte est encore au stade IV; plus fréquemment elle survient au stade V ou même au stade imaginal;

— 12 % seulement des hôtes ont vécu plus de 15 jours après la sortie de la première larve et, dans ce pourcentage, une petite minorité (4%) a pu survivre plus longtemps (plus d'un mois).

Une manière plus précise d'estimer les délais de survie, mais seulement applicable à des *B. fischeri* parasités en laboratoire, a consisté à situer les dates de sortie des larves et la mort de l'hôte par rapport à celle de l'infestation. Si l'émergence larvaire a été constatée, dans ses limites extrêmes du 28e au 48e jour d'infestation, en moyenne, les premières larves commencent à sortir du 28e au 34e jour et les dernières du 34e au 45e jour d'infestation. La mort

Source : MNHN, Paris

de l'hôte survient, pour la majorité des cas, entre les 30e et 45e jours d'infestation. Seule une minorité d'individus parasités a survécu au-delà du 45e et, dans des cas extrêmes, des 50e et 82e jours d'infestation. Ce sont les représentants de cette minorité que l'on rencontre dans la nature après la période de l'émergence larvaire.

***

En résumé, dans le cas du couple *Barbitistes fischeri*/*Acyglossa pollinosa* les réactions de l'hôte à l'infestation apparaissent macroscopiquement nulles : absence de phénomène d'encapsulement, d'édification de siphon.

L'action du parasite sur les divers aspects de la physiologie de l'hôte demeure faible :

— la croissance est à peine ralentie,
— les lésions sont quasi nulles,
— l'activité génitale n'est pas ou peu perturbée.

Seules les sorties répétées des parasites, échelonnées sur plusieurs jours, entraînent la mort des hôtes au bout d'un temps plus ou moins long.

L'action parasitaire d'*A. pollinosa* est bénigne et, si la femelle a un comportement de parasite, la larve ne diffère guère d'un saprophage.

F. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

La spécificité parasitaire, qui traduit le fait qu'un parasite n'infeste que certains hôtes taxinomiquement et le cas échéant sexuellement et stadialement bien déterminés, sera succinctement envisagée sous ses trois aspects.

I. SPÉCIFICITÉ TAXINOMIQUE

En Provence, malgré mes nombreuses dissections d'Acridiens et d'Ensifères d'espèces diverses (voir Chap. I) je n'ai jamais obtenu de larves d'*Acyglossa pollinosa* ailleurs que chez *Barbitistes fischeri*. En fait, je n'ai pas eu l'occasion de disséquer de nombreux individus appartenant à des espèces ou à des genres systématiquement voisins de cette Sauterelle.

Par ailleurs, *A. pollinosa* existant en Suisse et Croatie (Villeneuve 1908 : 204), il faut bien qu'il se développe dans un hôte appartenant à une espèce différente de *B. fischeri*, strictement méditerranéen occidental (voir *supra*). Il existe effectivement dans ces régions plusieurs espèces voisines de *B. fischeri*; ce sont, par exemple, *Barbitistes ocskayi* Charp. et *B. yersini* Brun. (cf. Brunner 1882 : 269, Kirby 1906, Miksic 1962, Cejchan 1963) et *B. serricauda* Fab. en Suisse (Brunneb 1882 : 268, Burr 1910 : 83).

J.-C. Corbel m'a aimablement communiqué des larves de Diptères rencontrées, au cours de ses dissections, dans deux espèces d'Ensifères Phanéropteridés [*Orphania denticauda* (Charp.) et *Leptophyes punctatissima* (Bosc)] provenant du centre de la France, départements de la Nièvre et de la Loire. Ces larves voisines de notre espèce de par leur morphologie (en particulier celle des stigmates et pièces buccales de la larve III) et leur biologie (grégarisme larvaire, hôtes systématiquement proches des *B. fischeri*) appartiennent au genre *Acyglossa*. Mais comme il existe en France, outre *A. pollinosa*, une autre espèce : *A. atramentaria* Meigen (cf. Séguy 1923 : 139) dont la biologie et la morphologie larvaires sont inconnues, il m'est impossible, pour le moment, de dire à laquelle des deux espèces ces larves appartiennent.

Quoi qu'il en soit, en Provence et dans la limite des hôtes testés, la spécificité parasitaire d'*A. pollinosa* paraissant stricte, il était intéressant d'essayer d'en connaître les causes.

Le comportement maternel est l'une des premières d'entre elles.

Les larves de divers Acridiens attirent très peu l'attention des femelles gravides quelle que soit leur activité. Certaines larves d'Ensifères utilisées [*Tettigonia viridissima*, *Decticus albifrons* (F.), *Ephippiger provincialis* Yers.] le font à peine mieux. Les Mouches leur sautent dessus, pour les relâcher aussitôt. Je n'ai jamais observé la moindre velléité de perforation, encore moins de ponte.

J'ai réalisé diverses expériences permettant d'analyser les facteurs de cette spécificité maternelle.

Source . MNHN, Paris

Des larves de Sauterelles vertes imbibées d'hémolymphe de *Barbitistes fischeri* ne provoquent pas de réaction de la part du parasite. Lorsqu'on colle un bout de peau fraîche de *B. fischeri* sur l'hôte inhabituel, les réactions diffèrent selon l'importance du fragment utilisé. Si ce dernier est petit, les réactions ne sont pas modifiées; s'il couvre toute la face dorsale de l'abdomen, il pourra provoquer des visites fréquentes. Une fois, une Mouche perfora la peau de camouflage et déposa ses œufs dessous, sur l'abdomen de la Sauterelle.

Ces expériences ont été réalisées avec un nombre d'espèces faible. On peut cependant retenir que, comme dans le cas de l'hôte normal, les facteurs de discrimination spécifique d'origine maternelle sont la vision agissant à distance et l'olfaction agissant de près.

La spécificité d'origine larvaire n'a pratiquement pas été étudiée. Diverses expériences de transplantation d'œufs dans des *Tettigonia viridissima* ont été tentées. Mais les résultats ne sont pas apparus concluants.

II. STADES ET SEXES DE L'HÔTE INFESTÉ

Les *Barbitistes fischeri* sont infestés, dans la nsture, aux stades larvaires auxquels ils se rencontrent au moment de la période de ponte des Mouches, c'est-à-dire du stade I au stade III, le atade II étant le plus représenté.

Au laboratoire, j'ai pu obtenir l'infestation des trois premiers stades et même du quatrième lorsqu'on arrive à disposer de ce dernier en élevage avant la disparition des Mouches. Mais ces expériences ont également montré qu'en pratique les hôtes du stade II étaient les plus infestés, car plus vulnérables que ceux des atades I, III et à plus forte raiaon du stade IV, plus vigoureux.

D'autre part, j'ai pu mettre en évidence l'attirance marquée des femelles d'*Acyglossa pollinosa* pour les hôtes au stade II, grâce à deux séries d'expériences.

La première a consisté à placer, avec une femelle gravide, deux hôtes, l'un au stade II, l'autre au stade III ou l'un au stade II, l'autre au stade I et à voir quel était celui préféré. Très généralement, c'est le stade II qui est d'abord attaqué et infesté.

Une autre expérience a consisté à utiliser une particularité du comportement des femelles d'*A. pollinosa* : après avoir pondu à plusieurs reprises au cours d'une journée, une femelle mise en présence d'un hôte lui saute dessus pour l'abandonner aussitôt et répète ce comportement sans déposer d'œufs. Utilisant cette particularité, j'ai placé en présence d'une telle femelle, deux hôtes répondant aux combinaiaons suivantes : stade II et stade I, stade II et stade III, stade I et stade III et j'ai compté le nombre d'attaques réalisées sur chaque hôte pendant 5 minutes. Ce nombre (sur environ 200 ohservations) est, en moyenne, deux fois plus élevé sur les hôtes au atade II que sur les hôtes aux stades I et III; aux stades I et III, il est approximativement égal. La longueur moyenne des trois premiers atades étant respectivement de 5, 8 et 12 mm, on voit que l'influence attractive de la taille de l'hôte sur les femelles apparaît bien réelle.

Les dissections d'hôtes infestés dans la nsture ne laissent pas ressortir de différence significative du taux de parasitisme des hôtes mâles et des hôtes femelles. Au laboratoire, *A. pollinosa* attaque indifféremment les individus des deux aexes qui, à un stade donné, sont de taille similaire. On ne peut donc pas parler ici de spécificité liée au sexe.

G. CONCLUSIONS

Les recherches que j'ai entreprises sur *Acyglossa pollinosa* m'ont permis d'obtenir *in vitro* la plus grande partie du cycle biologique de cette espèce et de l'étudier en détail, me mettant en mesure de dégager les caractères biologiques et parasitologiques de ce Diptère.

J'envisagerai ensuite leur comparaison avec les caractères hiologiques des *Acridomyia* et je poserai le prohlème des rapports entre les genres *Acyglossa* et *Acridomyia*.

1. Caractères biologiques et parasitologiques d'*Acyglossa pollinosa*.

Le cycle est univoltin.

La vie imaginale est marquée par le comportement de ponte fort élahoré. A l'aide de sa trompe, la femelle réalise, dans le tégument de l'hôte, nne perforation qui est mise à profit pour l'introduction de l'oviscapte et le dépôt des œufs. Lors de la perforation, la femelle

Source : MNHN, Paris

absorbe l'hémolymphe qui suinte de la blessure. Ce prélèvement, obligatoirement lié à l'acte de ponte, constitue un apport nutritif complémentaire de la floricolie. Plusieurs œufs sont déposés à l'intérieur du corps de l'hôte en une seule ovojection.

La vie préimaginale est simple. On ne note pas de fixation ni de localisation précise des larves. Leur régime alimentaire est essentiellement hématophage. Il n'y a pas de sarcophagie. Deux particularités confèrent à la vie larvaire une certaine originalité : le grégarisme résultant du mode de ponte de cette espèce, l'échelonnement du développement embryonnaire des œufs provenant d'une ovojection. Ce dernier qui se répercute sur les éclosions, le développement et la sortie des larves, est également responsable de la disparité d'âge constatée chez les divers parasites hébergés par un même hôte. Il n'a pas été démontré que cet échelonnement du développement embryonnaire soit un phénomène parasitaire. Il rappelle certains retards de l'éclosion connus ches divers Anthomyiidés phytophages. L'hivernage a lieu dans le sol sous forme de pupe en diapause.

Les interactions dans le couple hôte/parasite sont faibles. Il n'y a pas ou peu de réaction de l'hôte (absence de siphonogenèse) et les actions du parasite sur l'hôte sont peu marquées. On assiste à un simple ralentissement du développement des hôtes et de l'activité ovarienne des femelles. La plupart du temps, les parasites, vivant chez un hôte préimaginal dont l'ovaire est dans une phase juvénile, n'ont aucune influence sur l'activité génitale. Dans les quelques cas où les individus sont parasités plus tardivement, la vitellogenèse se déroule avec lenteur, mais les cas de castration sont rares.

Du point de vue parasitologique, on retiendra le contraste extrême qui existe entre le comportement maternel complexe et la vie larvaire simple et dépourvue d'exigences spéciales.

Je rappellerai également la facilité avec laquelle *A. pollinosa* accepte de déposer directement ses œufs — sans perforation préalable — sur des tronçons d'hôte — expérimentalement sectionnés.

2. Comparaison des caractères biologiques d'*Acyglossa pollinosa* et des *Acridomyia*.

La comparaison du mode de vie d'*Acyglossa pollinosa* et de ce que nous savons de ceux des *Acridomyia* fait ressortir de grandes similitudes.

La biologie des *Acridomyia* ressemble à celle d'*Acyglossa pollinosa* par :

— le comportement de ponte élaboré avec réalisation à l'aide de la trompe d'une perforation du tégument de l'hôte mise à profit pour l'absorption d'hémolymphe et pour le dépôt des œufs à l'intérieur de l'hémocœle;

— la vie préimaginale marquée par la simplicité de la phase endoparasitaire (pas de fixation, ni de localisation précise des larves, régime essentiellement hématophage) et l'existence d'un grégarisme larvaire;

— l'hivernage dans le sol sous forme de pupe en diapause.

Les différences que l'on peut relever sont peu nombreuses et portent sur des détails.

Ainsi pendant l'infestation, les femelles d'*A. pollinosa* se tiennent sur le dos de leur hôte alors que celles des *Acridomyia* se placent à côté.

Les larves d'*Acyglossa pollinosa* quittent l'hôte à travers la membrane collaire, celles d'*Acridomyia* à travers les membranes intersegmentaires de l'abdomen.

Acyglossa pollinosa est un parasite d'Ensifères, les *Acridomyia* paraissent inféodés aux Acridiens.

De telles analogies posent le problème de la parenté taxinomique de ces Diptères.

Jusqu'ici, les *Acridomyia* et les *Acyglossa* ont occupé au sein des Anthomyiidés des places provisoires mais n'ont jamais été rapprochés.

Acyglossa pollinosa est incorporée par Séguy (1923 : 65) aux *Hylemyiinae* et en 1937 (p.45 et 248) aux *Anthomyiinae* alors que les *Acridomyia* figurent parmi les *Phaoninae*.

Le genre *Acridomyia* a été rapproché des *Stomoxyinae* par Rukavishnikov (1930 : 255) et Zimin (1951) [1]. L'absence de palpes maxillaires chez les *Acridomyia* (ils sont présents chez *Acyglossa pollinosa*) est tenue par ces auteurs comme un caractère secondaire, alors que Snyder (1940) considère que l'absence de palpe et de vibrisse suffit à distinguer ce genre de tous les autres *Muscidae*.

1. Cette position est contestée par Hennig (1964 : 625) qui pense que ce genre serait à rapprocher des *Hydrotaeini* (*Muscidae*) soit plus vraisemblablement à incorporer à ses Anthomyiidés.

Source : MNHN, Paris

L'étude de la morphologie larvaire ne fait pas ressortir de ressemblance marquante.

Les larves d'*Acridomyia sacharovi* ont été décrites par Olsoufiev (1929 : 90-92), Arnoux & Remaudière (1946 : 54-57) et Zimin (1951: 280-281), celles d'*A. canadensis* par Smith & Finlayson (1950 : 102; fig. E, 17 et 42) et Smith (1958 : 249). Les ressemblances avec les larves d'*Acyglossa pollinosa* (voir *supra*) sont superficielles :

— allure générale des pièces buccales de la larve I (petite dimension, crochet simple, ailes rudimentaires fortement écartées);

— stigmates de la larve III de forme hémisphérique avec papilles radiales.

Les différences sont notables :

— la larve II des *Acridomyia* est amphipneustique (Smith 1958 : 249);

— le nombre de papilles radiales est plus faible [11-12 au stigmate antérieur, 9 à 13 au stigmate postérieur de la larve III d'*Acridomyia sacharovi* (cf. Olsoufiev 1929 : 91, fig. 34-35; Arnoux & Remaudière 1946 : 55)];

— les oreillettes postérieures n'ont pas été signalées.

Il est donc difficile de statuer actuellement sur le degré de parenté de ces Diptères. Si l'éloignement taxinomique des *Acyglossa* et des *Acridomyia* se trouvait confirmé, il faudrait expliquer les similitudes de leur biologie par un phénomène de convergence résultant chez des espèces, tout de même relativement voisines, d'un mode de vie analogue, à savoir le parasitisme des Orthoptères.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LES *ACEMYIINA*

ÉTUDE DE TROIS ESPÈCES FRANÇAISES

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 61

A. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE 62

B. BIOLOGIE DE *CERACIA MUCRONIFERA* ROND 71

I. Données préliminaires 71
1. Travaux antérieurs sur le genre *Ceracia* 71
2. Informations sur le cycle d'*Anacridium aegyptium* (L.) 72

II. Vie imaginale 73
1. Caractéristiques spatio-temporelles et numériques 73
2. Sexualité, physiologie de la reproduction 75
3. Comportement de ponte 82

III. Vie préimaginale 88
1. Phase préparasitaire 88
2. Phase endoparasitaire 92
3. Phase post-parasitaire 103

IV. Interactions dans le couple hôte/parasite 106
1. Réactions de l'hôte 106
2. Actions du parasite 107
3. Valeur trophique de l'hôte 110

V. Spécificité parasitaire 110
1. Dans la nature 111
2. Au laboratoire 111
3. Origine de la monophagie constatée dans la nature 112

C. AUTRES *ACEMYIINA* 113

I. Biologie d'*Acemyia acuticornis* Meig 113
1. Données des auteurs 113
2. Observations personnelles 114

II. Biologie de *Myiothyria benoisti* Mesn 119

D. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES *ACEMYIINA* 120

INTRODUCTION

Le « Unter-Gruppe », puis « Gruppe *Acemyidae* » de Brauer & Bergenstamm (1889 : 80, 1891 : 308), aujourd'hui tribu des *Acemyiini*, compte un petit nombre de genres et d'espèces disséminés sur les cinq continents, du bord de la mer jusqu'à une altitude élevée (3 600 m dans les Andes d'après Townsend, 1936, IV : 75).

Selon les auteurs, cette tribu aberrante et isolée a été placée dans l'une des grandes sous-familles de Tachinidés : *Phasiinae* (cf. Villeneuve 1924 : 18, Mesnil 1939 : 60), *Dexiinae* (cf. Townsend 1936, IV : 71, 1939, IX : 254), *Exoristinae* (voir *infra*). Sa position taxinomique n'est peut-être pas encore définitivement fixée.

Source : MNHN, Paris

Parmi les auteurs récents, HERTING (1960 : 57-58) place ses « *Acemyiini* » dans la sous-famille des *Exoristinae*. VERBEKE (1962 : 127) après une étude des genitalia rapproche les *Acemyiini* des *Ethillini* (qui comptent le genre acridiophage *Phorocerosoma*). MESNIL (1965 : 780-795) subdivise la tribu en deux sous-tribus : *Acemyina* et *Thrixionina* qu'il incorpore aux *Larvaevorinae Exoristini*.

Les *Thrixionina* se caractérisent, entre autres, à l'état imaginal, par l'absence de mucron au troisième article de l'antenne. On connaît la biologie d'une seule espèce : *Thrixion halidoyanum* parasite de Phasmoptères (*Leptynia*) [cf. PANTEL 1898 et 1910].

Les *Acemyiina* forment un groupe homogène tant du point de vue de la morphologie imaginale et larvaire que de celui de la biologie. L'adulte possède un troisième article antennaire mucroné et la larve I des pièces buccales particulières. Les espèces dont la biologie est connue sont parasites d'Ortboptères. Elles se rangent actuellement dans les genres *Acemyia, Ceracia, Myiothyria, Euacemyia* et *Hemithrixion*.

Biologiquement parlant, la séparation en *Thrixionina* et *Acemyiina* paraît justifiée, non seulement par la nsture taxinomique différente des hôtes, mais encore par divers caractères de la vie larvaire (absence de siphon chez *Thrixion halidayanum*, etc.). Par ailleurs, la morpbologie larvaire des *Thrixionina*, notamment celle de la larve I, s'écarte de celle des *Acemyiina*. Mais le verdict définitif ne pourra être prononcé que lorsque l'on connaîtra la biologie de toutes les espèces et particulièrement celle des genres *Coquillettina* et *Eoacemyia* qui sont, du point de vue de la morphologie imaginale, des *Acemyiina* et des genres *Euhalidaya, Halidayopsis, Medinacemyia* et *Prosheliomyia* qui sont des *Thrixionina*. Ces derniers devraient donc être recherchés chez des Phasmoptères. Quelques indications tendent à confirmer cette séparation biologique. Ainsi TOWNSEND (1936, IV : 74) note qu'une espèce du genre *Coquillettina* a été élevée d'un Acridien non identifié et une espèce du genre *Euhalidaya* obtenue du Phasmoptère : *Diapheromera*.

Les *Acemyiina* déposent sur le corps des hôtes des œufs courts, macrotypes et s'apparentent au groupe « parasitique » I de PANTEL (1910). Cependant TOWNSEND (1936, VI : 73) remarquait que les œufs étaient incubés. En fait, les données biologiques sont succinctes. La plupart des auteurs se sont hornés à signaler le fait du parasitisme avec parfois mention de l'hôte. Deux espèces sont mieux connues : *Acemyia acuticornis* Meig. étudiée par ZAKHVATKIN (1954) en Sibérie et *Ceracia dentata* Coq. étudiée par SMITH (1958) au Canada.

En réalité, nos connaissances étaient limitées aux observations qu'il a été possible de faire dans la nature et d'après la dissection des hôtes parasités, aucun auteur n'ayant réussi jusqu'ici à propager un *Acemyiina in vitro*.

J'indiquerai, au fur et à mesure de l'étude, la liste des espèces connues et leur biologie. Je citerai ici les genres *Euacemyia* et *Hemithrixion* sur lesquels je n'aurai pas l'occasion de revenir.

Le genre *Euacemyia* (Townsend 1912) a été créé pour l'espèce *Acemyia tibialis* Coq. Elle a été élevée de divers Acridiens au Canada par SMITH (1944-1958 : 24) qui se contente d'indiquer que le système reproducteur est similaire à celui de *Ceracia dentata* et les modalités de l'infestation et du développement dans l'hôte *sans doute* identiques. *A. tibialis* a également été citée des États-Unis (NEWTON 1954 : 936, LAVIGNE & PFADT 1966 : 9).

Hemithrixion oestriforme B.B. a été obtenu de divers Acridiens canadiens par SMITH (1944-1958) qui suppose son cycle identique à celui de *C. dentata*. L'appareil reproducteur de la femelle est semblable à celui de cette espèce. *H. oestriforme* est également signalé par NEWTON (1954) et PAUL & PUTNAM (1960), du Nord des États-Unis.

A. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE

Les stades préimaginaux des *Acemyiina* [1] n'ont donné lieu qu'à peu de travaux morphologiques.

GREENE (1921 : 23) a décrit la pupe de *Ceracia dentata*. SÉGUY (1932 : 34, fig. 31-34) a dessiné le puparium (que sa légende donne par lapsus pour l'œuf) et les pièces buccales de la larve III d'*Acemyia acuticornis* Meig. ST-AMAND & CLOYD (1953 : 83-84, pl. I, fig. 1-13) ont brièvement représenté les stades préimaginaux de *C. dentata*. Il existe deux études détaillées, celle de SMITH & FINLAYSON (1950 : 99-101, fig. 24-27 et 48-51) sur les larves I de

1. J'exclus ici l'étude de PANTEL (1898) sur le *Thrixion halydayanum* Rond. qui est un *Thrixionina* et dont la morphologie larvaire s'écarte nettement de celle des *Acemyiina*.

Source : MNHN, Paris

C. dentata, Euacemyia tibialis (Coq.) et *Hemithrixion oestriforme* B.B. et celle de ZAKHVATKIN (1954) qui a figuré l'œuf, divers stades larvaires et la pupe d'*Acemyia acuticornis*. En 1961 (p. 32, fig. 1-10), j'ai publié une première description des stades préimaginaux de *Ceracia mucronifera* Rond. CHAPMAN (1962 : 69) a figuré les larves II et III et la pupe de *Ceracia nomadacridis* Van Emden.

Vu l'insuffisance des données anciennes et pour les besoins de mon étude biologique, je traiterai d'une manière détaillée de la morphologie préimaginale de *C. mucronifera*, *A. acuticornis* et *Myiothyria benoisti* en soulignant les caractères d'après lesquels j'ai effectué mes déterminations de larves.

I. L'ŒUF [1]

1. L'œuf de *Ceracia mucronifera* (fig. 10).

L'œuf de *C. mucronifera* n'a fait l'objet d'aucune description antérieure. Il présente tous les caractères classiques d'un œuf macrotype. Plan convexe, elliptique, sa partie ventrale, aplatie, très mince, différencie une surface adhésive grâce à laquelle il est collé sur le tégument de l'hôte. Sa partie dorsale, convexe, présente un chorion épais (5 à 8 μ).

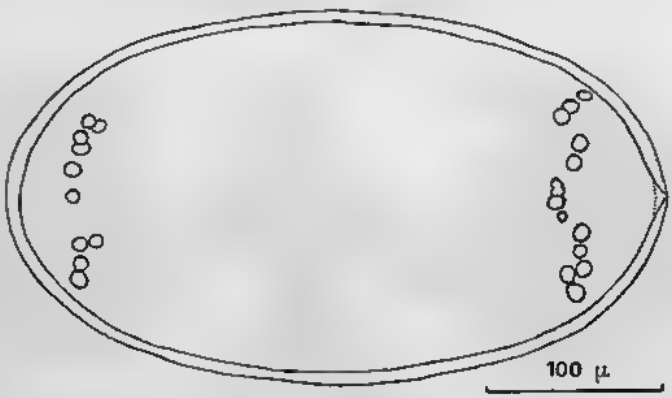

FIG. 10. — Œuf de *Ceracia mucronifera*, vue dorsale
Noter les cryptes respiratoires et le micropyle en coupe optique

Ses dimensions varient de 370 à 430 μ de longueur, 180 à 260 μ de largeur et 50 à 80 μ de hauteur. Le rapport de la longueur à la largeur, au maximum voisin de 2, en fait un œuf court.

Sa couleur est blanche avant l'éclosion, ensuite l'œuf devient transparent.

Le micropyle, difficile à distinguer, apparaît, dans les meilleures conditions, à l'une des extrémités de l'œuf, sous la forme d'une légère dépression du chorion (vu en coupe optique).

Le chorion différencie dans ses régions antéro-dorsale et postéro-dorsale de nombreuses cryptes (ou plages au sens de PANTEL 1910 : 106) respiratoires disposées en lignes irrégulières. Le nombre des cryptes est variable, mais il est toujours plus grand au pôle antérieur (*i.e.* micropylaire) qu'au pôle postérieur.

Voici le nombre de cryptes de quelques œufs : pôle antérieur : 24, 23, 22, 20, 20, 19, 17, 17, 16, 13, 12, 11, 10, 10, et au pôle postérieur respectivement : 13, 10, 13, 11, 10, 10, 10, 8, 15, 12, 7, 10, 9, 7.

Il n'y a pas de proportionnalité entre le nombre des cryptes antérieures et celui des cryptes postérieures. Le diamètre des cryptes est de l'ordre de 9 μ.

2. L'œuf d'*Acemyia acuticornis*.

La seule description de l'œuf d'*A. acuticornis* est celle de ZAKHVATKIN (1954) qui n'a cependant « rien vu qui puisse ressembler à une formation micropylaire ».

L'étude que j'ai pu réaliser (en contraste de phase interférentiel) m'a permis d'apercevoir dans quelques cas une légère dépression du chorion (vu en coupe optique), à l'extrémité de l'œuf, qui représente le micropyle.

1. L'œuf de *Myiothyria benoisti* n'est pas connu.

Source . MNHN, Paris

L'œuf d'*A. acuticornis* est semblable à celui de *Ceracia mucronifera*. Il n'en diffère que par ses dimensions légèrement plus élevées (longueur 480 à 550 μ, largeur 280 à 300 μ).

Le chorion dorsal assez épais (9 à 10 μ) présente des cryptes en nombre variable mais parfois plus élevé que chez *C. mucronifera*, cryptes disposées en lignes irrégulières dans les régions antérieure et postérieure de l'œuf.

Voici le dénombrement des cryptes de 4 œufs :

Pôle antérieur	Pôle postérieur
31	10
26	12
18	17
17	15

II. LA LARVE I

1. La larve I de *Ceracia mucronifera* (fig. 11).

La seule description est celle, succincte, que j'ai publiée en 1961.

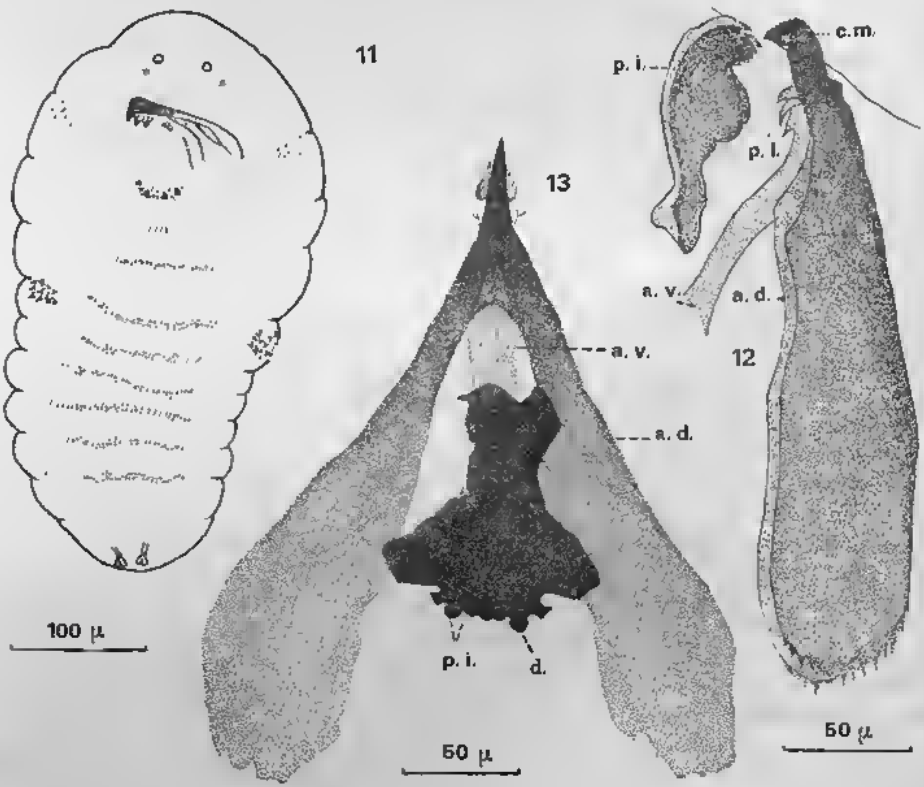

FIG. 11-13. — Larve I de *Ceracia mucronifera*

11. Larve encore dans l'œuf (l'œuf n'est pas représenté ici); noter les stigmates postérieurs, la spinulation générale et du segment V, les ébauches des pièces buccales et du plateau infra-buccal.

12. Pièces buccales du stade I, vue latérale (*a. d.* = aile dorsale, *a. v.* = aile ventrale, *c. m.* = crochet médian, *p. i.* = platean infra-buccal, *p. l.* = pièce latérale).

13. *Ibid.*, vue ventrale (*d* = dents).

Translucide ou blanchâtre, subcylindrique, arrondie aux deux extrémités, cette larve mesure 0,5 × 0,1 mm à l'éclosion et 5·6 × 1·1,25 mm en fin de croissance.

Le corps ne montre pas de segmentation accusée. On dénombre onze segments en arrière du pseudocéphalon qui porte un complexe maxillo-antennaire peu développé. La fente anale

Source : MNHN, Paris

longitudinale s'ouvre dans une papille circulaire, d'un diamètre de 330 μ chez la larve âgée, située ventralement entre le 10e et le 11e segment.

Les stigmates postérieurs (la larve est métapneustique) sont de petite taille et bilobés; ceux que j'ai figurés (1961, fig. 2) — par erreur — comme étant les stigmates de la larve I étaient en réalité les stigmates de la larve II en voie de formation.

Les pièces buccales (fig. 12 et 13) sont, par leur allure générale, caractéristiques et propres à la sous-tribu des *Acemyiina*. Elles comportent un crochet médian impair dont la marge antérieure est finement dentée; les ailes dorsales assez larges, longues et fortement sclérifiées, prolongent le crochet vers l'arrière. Vues de dessus, les ailes dorsales s'écartent vers l'extérieur et vers l'arrière et forment un « V » caractéristique (fig. 13). Les ailes ventrales, plus courtes et plus étroites, sont peu sclérifiées. Il existe un sclérite ventral, impair, isolé : le plateau infra-buccal, également caractéristique des *Acemyiina*. Sa forme générale (fig. 13 et 14*a*) est variable. Sur sa marge antérieure, il porte une série de dents plus ou moins perpendiculaires au plan du plateau et dirigées dorsalement. Chez *Ceracia mucronifera*, les dents, de taille inégale, sont distribuées d'une manière propre à cette espèce, seule du genre à montrer des dents « hétérodontes ». Cette disposition ne se retrouve pas chez *C. dentata* (cf. Smith & Finlayson 1950 et Smith *in litt.*) où les dents, au nombre de 24 à 28, de même taille, sont

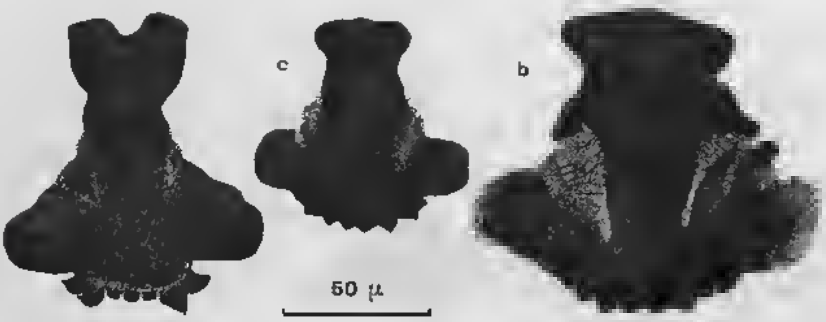

Fig. 14. — Plateaux infra-buccaux des larves I de divers *Acemyiina*

a. *Ceracia mucronifera*; — b. *Acemyia acuticornis*; c. *Myiothyria benoisti*. — Échelle commune.

réparties en quatre rangées régulières. Chez *C. mucronifera*, on trouve deux groupes de 2 ou 3 grosses dents, réunies en protubérances qui font saillie de chaque côté du bord antérieur du plateau infra-buccal, à une distance des extrémités égale au tiers de la largeur totale du bord antérieur du plateau. Entre ces deux protubérances et en retrait on peut compter deux rangées de 8 petites dents égales. Au total, on dénombre de 20 à 22 dents mais l'opacité du platesu rend difficile leur examen et, en vue ventrale ou dorsale, on ne voit que la silhouette des deux protubérances séparées par 3 ou 4 petites dents (fig. 13).

La spinulation est fine et son observation est plus ou moins difficile selon l'âge de la larve. Elle est visible chez la larve néonate ou contenue dans l'œuf (fig. 11). Sur la face dorsale de chaque segment, on note de 6 à 7 rangées de microspinules punctiformes. Sur la face ventrale, on observe, sur la marge antérieure des segments V à X, de deux à trois rangées d'épines plus ou moins triangulaires de 1 à 2 μ de long. Sur les segments II à V, cette spinulation est réduite. Sur les parties latéro-ventrales du segment V, on note une plage de 11 à 14 épines triangulaires, effilées (5 à 6 μ de long), très visibles.

Dans la larve contenue dans l'œuf, les ailes dorsales et ventrales des pièces buccales ne sont pas sclérifiées. Le plateau infra-buccal n'est pas visible [1]; mais l'on distingue dans la région médio-ventrale du corps de la larve, en arrière de l'orifice buccal (*i.e.* sur le bord marginal du segment II) une série d'épines assez grandes et triangulaires (14-15 petites et 4-6 grosses)

1. Ce qui a conduit Smith & Finlayson (1950) à décrire quatre stades larvaires chez *C. dentata*, erreur qui a été rectifiée par Smith (1958 : 245).

Source : MNHN, Paris

qui représentent les ébauches des dents du plateau infra-buccal (fig. 15*a*), dont on peut voir les débuts de la sclérification chez une larve néonate âgée de 12 heures (fig. 16).

Chez la larve I en fin de croissance et sur son exuvie, la spinulation fait penser davantage à des papilles qu'à des épines. Elle est de ce fait difficile à discerner. Les épines des parties latérales du segment V sont encore visibles mais dispersées sur une plus grande plage que chez la larve néonate, par suite de l'accroissement du tégument.

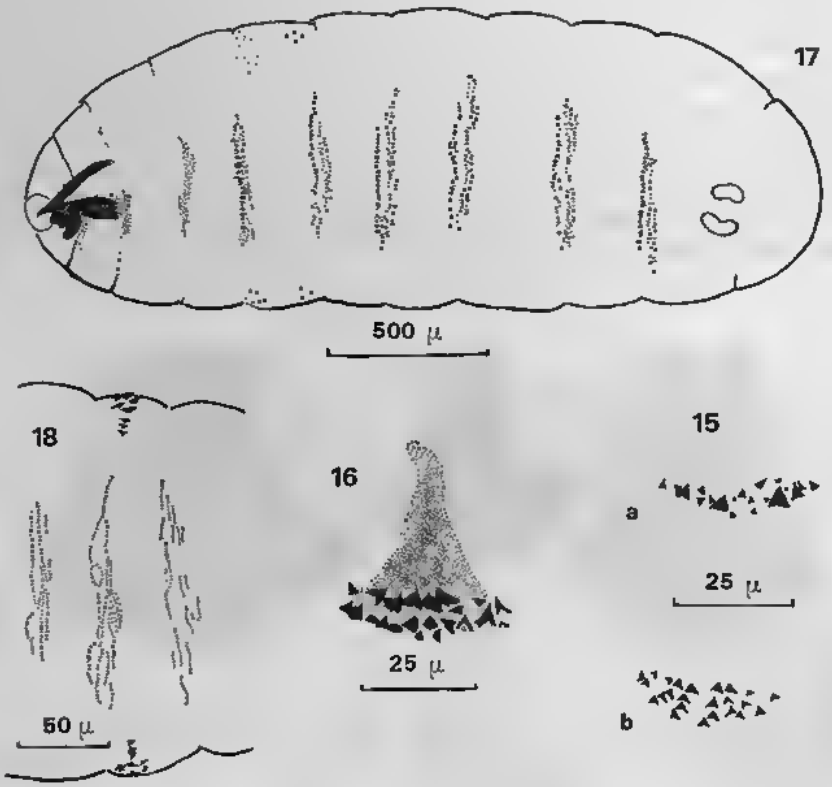

FIG. 15-18. — Larves I des *Acemyiina*

15. Dents représentant les ébauches du plateau infra-buccal. — a. *Ceracia mucronifera* ; — b. *Acemyia acuticornis*. — Échelle commune — 16. Plateau infra-buccal de *C. mucronifera*, début de sclérification. — 17. Larve I d'*Acemyia acuticornis*, vue ventrale; noter la spinulation générale et des segments V et VI et l'anus. — 18. Segment V de la larve I de *Myiothyria benoisti*, vue ventrale.

Les dimensions des pièces buccales sont variables. J'ai, sur l'exuvie (où la croissance est achevée), mesuré trois directions de l'armature buccale : la plus grande longueur (L) du crochet supra-oral (de l'extrémité antérieure du crochet impair à l'extrémité postérieure de l'aile dorsale), la plus grande longueur (*a*) de l'axe longitudinal du plateau infra-buccal et sa plus grande largeur (*b*).

« L » a varié de 240 à 288 µ; « *a* » de 81 à 110 µ et « *b* » de 72 à 104 µ. Le rapport *a*/*b* a donc fluctué de 0,92 à 1,6.

2. La larve I d'*Acemyia acuticornis* (fig. 17).

La larve I d'*Acemyia acuticornis* n'a jamais été décrite, ZAKHVATKIN (1954 : 259) ne l'ayant pas rencontrée.

Dans son allure générale, elle ressemble — comme toutes les larves I d'*Acemyiina* — à celle de *Ceracia mucronifera*. Elle s'en distingue par des détails, telles les dimensions de l'armature buccale : L varie de 180 à 292 µ, *a* de 88 à 114 µ et *b* de 88 à 144 µ; le rapport *a*/*b*

Source : MNHN, Paris

de 0,7 à 1,2. Les dents du plateau infra-buccal sont toutes de taille sensiblement identique (espèce isodonte), et régulièrement réparties sur le bord antérieur. On distingue trois rangées de dents mais seule la plus antérieure est visible et l'on y dénombre de 8 à 9 dents parfois 10 (fig. 14 *b*).

Chez la larve I dans l'œuf ou fraîchement éclose, le plateau infra-buccal manque et les ébauches des dents, visibles sur la marge antérieure du segment II, sont de taille identique (fig. 15*b*). La distribution des épines ne diffère guère de celle de *C. mucronifera*. On note la présence de trois quelquefois qustre rangées d'épines sur le bord antéro-ventral des segments V à X. Sur les segments II à IV, la spinulation ventrale est réduite. Sur les parties latéro-ventrales du segment V, on trouve une plage de 10 à 15 épines triangulaires et effilées de 6 à 10 μ de long. On trouve également sur les parties latéro-ventrales du segment VI une petite plage de 2 à 6 épines de même dimension que les précédentes. Ce qui distingue nettement la spinulation de cette espèce, c'est sa forte sclérification. La spinulation de la larve I d'*A. acuticornis*, très visible sur la larve néonate, le demeure sur la larve âgée et sur l'exuvie. En particulier, les épines des ceintures ventrales, qui mesurent de 1 à 2 μ chez la larve néonate et atteignent de 8 à 10 μ chez la larve âgée, deviennent remarquablement visibles sur l'exuvie.

3. La larve I de *Myiothyria benoisti*.

La larve I de *M. benoisti* était inconnue mais le matériel dont je dispose ne me permet qu'une description sommaire. L'allure générale est celle des larves d'*Acemyiina* dont le plateau infra-buccal est de type « isodonte » (fig. 14 *c*). En silhouette, on dénombre 9 dents. Les dimensions de l'armature buccale, bien que variables, sont plus faibles que chez les deux espèces précédentes. L a varié de 104 à 240 μ, *a* de 42 à 72 μ et *b* de 63 à 98 μ et le rapport *a*/*b* de 0,66 à 0,74.

Les épines marginales du segment V, au nombre de 7 à 10, de forme triangulaire et effilée, mesurent de 6 à 8 μ de long (fig. 18).

La spinulation ventrale de distribution analogue à celle des espèces précédentes, bien visible chez la larve néonate, s'estompe au point de ressembler à des papilles chez la larve âgée et sur l'exuvie. Les stigmates sont identiques de taille et de forme à ceux de *C. mucronifera* et *A. acuticornis*.

III. LA LARVE II

La larve II des *Acemyiina* est métapneustique, trapue, blanc opaque, à segmentation bien visible. L'anus, situé ventralement en arrière du pénultième segment, se présente sous la forme d'une protubérance circulaire, fendue longitudinalement. Il n'y a pas de spinulation nette, cependant à fort grossissement on peut discerner des ceintures de saillies tégumentaires peu sclérifiées. Les stigmates postérieurs, plus gros que ceux des larves I, ont une chambre feutrée bifurquée qui s'ouvre à l'extérieur par deux fentes stigmatiques, plus ou moins réniformes, au voisinage desquelles on trouve des soies sensorielles isolées (fig. 19*a*, *b* et *c*). Chez

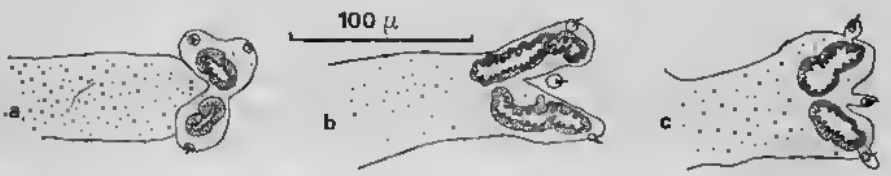

FIG. 19. — Stigmates postérieurs de la larve II de divers *Acemyiina* (un seul stigmate)

a. *Ceracia mucronifera*. — b. *Acemyia acuticornis*. — c. *Myiothyria benoisti*. — Noter la forme des fentes et les sensilles isolées. — Échelle commune.

C. mucronifera, les fentes stigmatiques sont courtes, à peine plus longues que larges (fig. 19*a*). Chez *A. acuticornis*, elles sont plus allongées (fig. 19*b*). Les fentes stigmatiques de *M. benoisti* sont voisines de celles de *C. mucronifera* (fig. 19*c*).

Source : MNHN, Paris

Les pièces buccales sont fortement et grossièrement sclérifiées. Leurs différentes parties sont soudées entre elles et non mobiles; les ailes dorsales et ventrales bien développées et élargies. La partie antérieure se termine par une paire de crochets à pointe plus ou moins bifide. La forme générale est sensiblement identique dans les trois espèces. J'ai représenté les pièces buccales de la larve II de *C. mucronifera* (fig. 20 et 21). Celles d'*A. acuticornis* ont été figurées

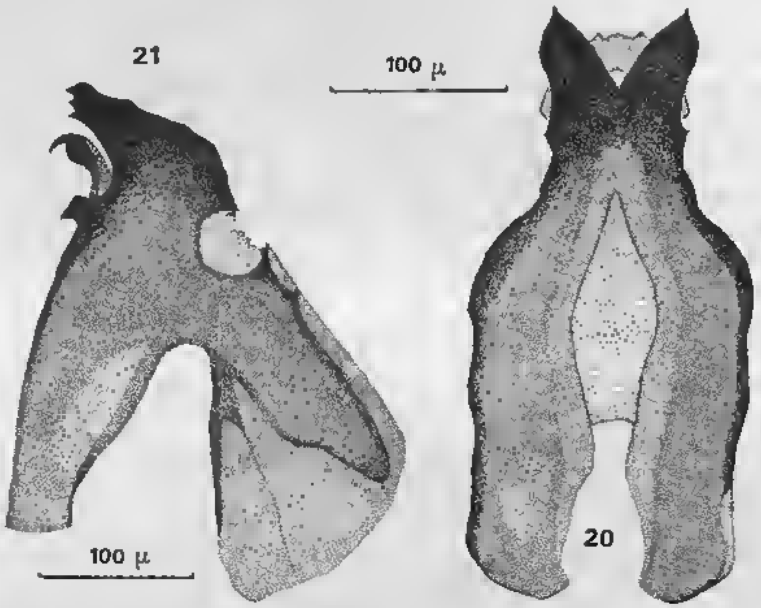

FIG. 20-21. — Pièces buccales de la larve II de *Ceracia mucronifera*
20. Vue dorsale. — 21. Vue latérale.

par ZAKHVATKIN (1954 : 260, fig. 15 et 16). Les dimensions des pièces buccales sont en longueur de 280 à 320 µ chez *C. mucronifera*, 260 à 310 µ chez *A. acuticornis*, 285 µ ches *M. benoisti*.

En définitive, les larves II des *Acemyiina* étudiés montrent peu de caractères spécifiques. Seuls, les stigmates postérieurs présentent quelques différences.

IV. LA LARVE III

La larve III des *Acemyiina* a été décrite en détail chez *A. acuticornis* (cf. ZAKHVATKIN 1954, fig. 17-18) et chez *C. mucronifera* (cf. LÉONIDE 1961, fig. 7, 8 et 10) et plus sommairement ches *C. nomadacridis* (cf. CHAPMAN 1962 : 69). Ce stade est une grosse larve de couleur blanche, à segmentation marquée et dont l'anus s'ouvre en arrière de l'avant-dernier segment. Sa taille oscille en fin de croissance entre 8 et 10 mm de long et 2 à 3 mm de diamètre. Elle est métapneustique; il n'y a pas de stigmates antérieurs fonctionnels.

Le stade III des *Acemyiina* se caractérise par des stigmates postérieurs qui s'ouvrent à l'extrémité d'un pédoncule stigmatique (constitué en réalité par la coalescence de 2 pédoncules) allongé et fortement sclérifié. Ce pédoncule et les fentes stigmatiques montrent des différences spécifiques.

Le pédoncule stigmatique est long chez *C. mucronifera* où il atteint de 0,7 à 0,9 mm. Chez *A. acuticornis* et chez *M. benoisti*, il ne dépasse pas 0,4 à 0,6 mm (pour des larves de même taille que précédemment). Les fentes stigmatiques, au nombre de deux fois trois, forment des lignes courbes, ondulées, mais non ramifiées chez *C. mucronifera* (fig. 22), des lignes courbes, flexueuses et ramifiées ches *A. acuticornis* (fig. 23) et des plages criblées chez *M. benoisti* (fig. 24).

La spinulation est extrêmement réduite et peu sclérifiée. Les pièces buccales, représentées pour *C. mucronifera* (fig. 25), diffèrent de celles du stade II par leur forme et par leurs dimensions plus grandes (440-480 µ de long chez *C. mucronifera*; 440 µ chez *M. benoisti*).

Source : MNHN, Paris

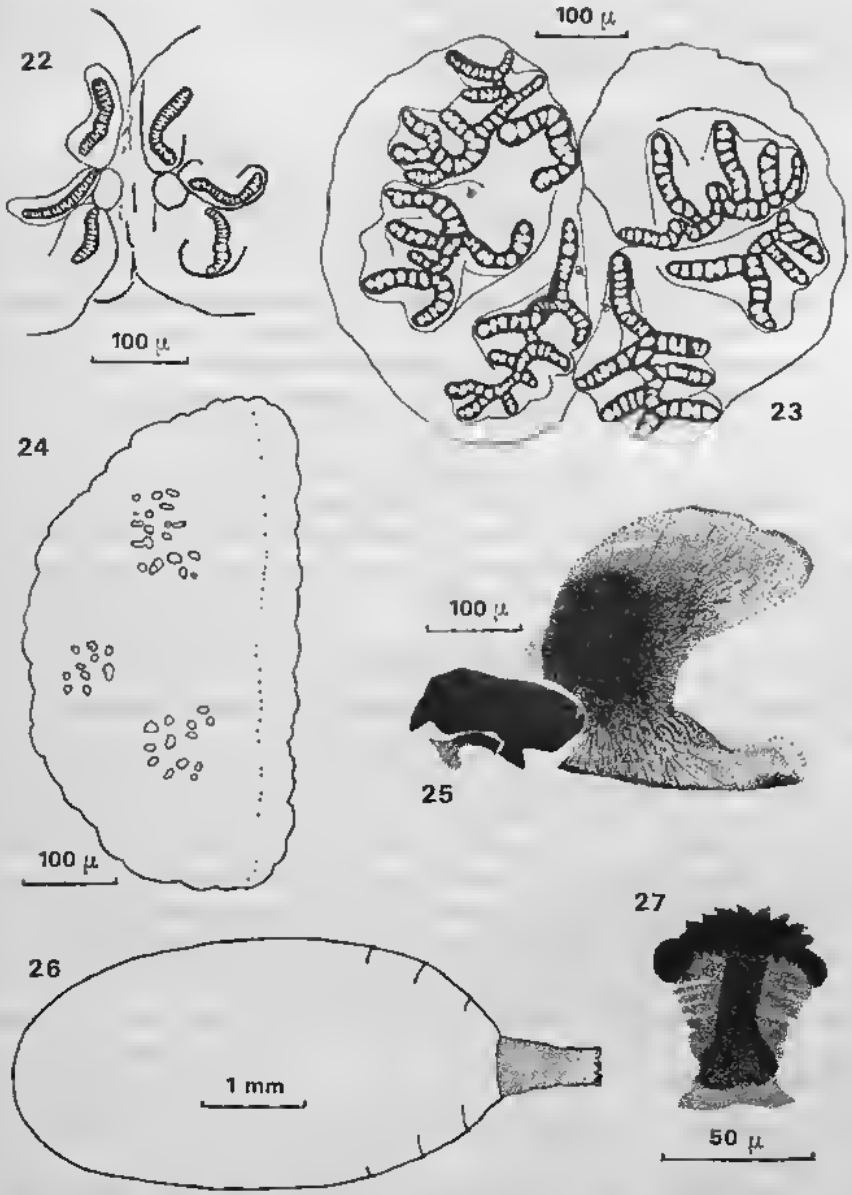

FIG. 22-27. — Stades préimaginaux des *Acemyiina*

22. Stigmates postérieurs de la larve III de *Ceracia mucronifera*. — 23. *Ibid.*, *Acemyia acuticornis*. 24. *Ibid.*, *Myiothyria benoisti*. — 25. Pièces buccales de la larve III de *C. mucronifera*. — 26. Puparium de *C. mucronifera*. — 27. Phase finale de la sclérification du plateau infra-buccal de *M. benoisti*.

V. LE PUPARIUM (fig. 26)

Le puparium des *Acemyiina* est subcylindrique, arrondi à son extrémité antérieure qui laisse voir la trace de l'orifice buccal de la larve III; il n'y a pas de cornes stigmatiques antérieures. L'extrémité postérieure est prolongée par le pédoncule stigmatique à la base duquel on peut voir, du côté ventral, la trace de l'orifice anal. Les caractères spécifiques du pédoncule de la larve III se retrouvent mais dans le puparium l'allure des fentes stigmatiques est difficile à discerner. La longueur du pédoncule est, par contre, utilisable pour distinguer les espèces.

Source : MNHN, Paris

La taille des puparia est variable. Sa valeur moyenne (pédoncule exclu) est de 5,5 à 5,6 mm de long et 2 à 2,5 de diamètre. Le pédoncule stigmatique de *C. mucronifera* atteint le 1/5 ou le 1/6 de la longueur du puparium. Chez *A. acuticornis* et *M. benoisti*, il ne représente que le 1/9 ou le 1/10 de la longueur.

VI. DIAGNOSE SPÉCIFIQUE DES LARVES

La reconnaissance de la sous-tribu des *Acemyiina* est aisée au stade préimaginal grâce :

— aux œufs macrotypes à nombreuses cryptes respiratoires disposées en lignes irrégulières;

— aux larves I avec pièces buccales en « V » et plateau infra-buccal caractéristique;

— aux larves III et aux pupes pourvues d'un pédoncule stigmatique allongé.

La diagnose des espèces pose des problèmes non complètement résolus. Une tentative d'élaboration d'une clef de détermination basée sur la morphologie des larves I a été entreprise par Smith & Finlayson (1950 : 99). Elle s'est révélée aléatoire (Smith 1958 : 244), la forme des pièces buccales, et du plateau infra-buccal en particulier, étant éminemment variables.

J'ai, à mon tour, tenté d'élaborer une clef de détermination des larves que j'ai étudiées. Je me suis essentiellement basé sur les larves I qui présentent le maximum de diversité des éléments morphologiques, telle, par exemple, la spinulation, pratiquement absente dans les autres stades. De plus, le stade I ou son exuvie se retrouve toujours dans l'hôte. Enfin, on a tout intérêt à faire une diagnose le plus tôt possible afin de déterminer l'espèce même lorsqu'il y a échec précoce du développement. Les résultats que j'ai obtenus, sans être négatifs, ne sont pas toujours concluants et utilisables. Il y a deux raisons à cela. D'abord, il existe en France des *Acemyiina* (*Acemyia pyrrhocera* Vill.) connus à l'état imaginal mais dont on n'a pas encore décrit les larves. Ensuite, on a constaté chez les espèces décrites des variations de forme et de dimensions des divers éléments morphologiques.

Ces variations résultent, en premier lieu, de la croissance des larves. Dans la larve I contenue dans l'œuf, le plateau infra-buccal n'est représenté que par les ébauches des dents, et les ailes postérieures sont réduites (fig. 11). Au cours de la vie de la larve I, la sclérification se poursuit progressivement. Dans le plateau infra-buccal, elle débute par la région des dents comme cela est visible chez une larve néonate âgée de quelques heures (fig. 16), puis elle se poursuit selon une zone médio-longitudinale perpendiculaire au rebord denté. A ce stade, le plateau infra-buccal affecte la silhouette d'un « T » ou d'une ancre de marine (fig. 27). La sclérification s'achève par un élargissement variable de ces deux régions. La sclérification des pièces buccales se continue par l'accroissement des ailes dorsales et ventrales.

L'accroissement des épines se fait également de manière progressive, de l'éclosion à la mue. Chez *Acemyia acuticornis*, les épines des ceintures ventrales s'allongent de 1-2 à 10 µ. Cet accroissement s'accompagne d'un changement de forme. Les épines de la zone marginale du segment V, rapprochées sur une petite plage tégumentaire chez la larve néonate, s'écartent les unes des autres au cours de la croissance. Chez la larve âgée, cette formation est souvent difficile à retrouver.

Il est donc évident que la configuration et la dimension des divers sclérites (pièces buccales, spinulation) ne pourront être utilisées à des fins de détermination qu'à certains âges de la larve, à l'éclosion ou en fin de croissance par exemple.

En second lieu, les variations morphologiques et dimensionnelles revêtent souvent un caractère individuel. En effet, au moment de la mue, le processus de sclérification devrait être achevé, or l'examen des pièces buccales exuviales révèle des différences de forme et de dimensions traduisant des degrés de sclérification divers. Il est probable que ces différences sont liées à la durée de vie de la larve I — et par suite, à celle de la croissance — éminemment variable, comme nous le verrons, d'un individu à l'autre.

Ces réserves faites, la séparation des espèces que j'ai étudiées est possible, dès le stade I, en utilisant les caractères suivants :

1. Larve I (ou Exuvie I) à plateau infra-buccal hétérodonte (ou ébauches des dents inégales) ..... *Ceracia mucronifera*

2. Larve I (ou Exuvie I) à plateau infra-buccal isodonte (ou ébauches des dents égales) ..... *a-b*

Source : MNHN, Paris

a. Spinulation ventrale très marquée, épines ventrales, chez la larve âgée, de taille supérieure à celle des épines latérales du segment V. Une petite plage d'épines sur les bords du segment VI..... *Acemyia acuticornis*

b. Spinulation ventrale peu marquée, surtout chez la larve âgée, épines ventrales plus grandes que les épines latérales du segment V..... *Myiothyria benoisti*

Actuellement ces caractères n'ont qu'une valeur relative (à l'exception de ceux de *C. mucronifera* dont la diagnose paraît, dans la limite des espèces connues, assez sûre) et ne peuvent être utilisés pour la séparation des autres *Acemyiina* décrits dans le monde. Pour ces raisons, j'ai évité de baser des déterminations uniquement sur des larves I. Par contre, l'utilisation conjointe des caractères tirés de la morphologie de la larve I et des larves II et III (fentes stigmatiques) permet une diagnose spécifique plus sûre.

B. BIOLOGIE DE *CERACIA MUCRONIFERA* ROND.

I. DONNÉES PRÉLIMINAIRES

Préalablement à l'étude de la biologie de *Ceracia mucronifera*, je rappellerai succinctement les principales données connues sur la vie des diverses espèces de *Ceracia* ainsi que celles se rapportant au cycle d'*Anacridium aegyptium* (L.), hôte principal de cet *Acemyiina*.

1. Travaux antérieurs sur le genre *Ceracia*.

Le genre *Ceracia* Rond. *sensu* Mesnil (1965 : 781) [*i. e.* à l'exclusion de *Myiothyria* Van der Wulp 1890 = *Pamphagophaga* End.) renferme sept espèces dont la biologie est connue, au moins partiellement. Toutes ont été élevées de *Caelifera*.

Ceracia dentata Coq., espèce néarctique (États-Unis, Canada) la mieux connue jusqu'ici, a été signalée de divers Acridiens par Coquillet (1897 : 9), Trehene & Buckell (1924), Smith (1944, 1958, 1961, 1965 : biologie), Smith & Finlayson (1950 : 100-1, morphologie larvaire), St Amand & Cloyd (1954, biologie), Newton (1954), Arnaud & Rentz (1965).

C. mucronifera Rond., a été décrite, avec le genre, en 1865 par Rondani. C'est probablement cette espèce que Ribaga (1902) a signalée d'*Anacridium aegyptium* sous le nom d'*Acemyia acuticornis* Meig. Callot (1936) l'obtint de cet Orthoptère [sous le nom d'*A. calloti* Séguy (1936) tombée en synonymie] et apporta les premiers renseignements sur la biologie larvaire. Elle a été mentionnée depuis du même Orthoptère par Peris (1956), Léonide (1961) et Kugler (1963 : 32).

C. aurifrons Ald., obtenue par Aldrich (1933) puis par Lopez (1934) d'un Orthoptère indéterminé aux Iles Philippines.

C. subandina Bl., a été citée de *Dichroplus arrogans* Stal. et *D. maculipennis* Blanch., en Argentine, par Blanchard (1943), Lloyd (1951 : 217), Liebermann (1960 : 18).

C. maldonadoi Bl., a été obtenue de divers Acridiens en Argentine par Lloyd (1951), Liebermann (1960).

C. uncinata Thoms., a été élevée de *Tmethis pulchripennis* Uv. par Shulov (1952 : 253) et Kugler (1963 : 32) d'Israël.

C. nomadacridis ven Emden, a été signalée en 1960 par Emden et en 1962 par Chapman de *Nomadacris septemfaciata* Serville au Tanganyika.

Cette liste montre la large répartition géographique de ce genre dont les espèces ont été signalées en Amérique du Sud et du Nord, en Europe, en Afrique et aux îles Philippines. Certaines de ces espèces viennent à peine d'être signalées, telle *C. nomadacridis*.

La biologie de ces espèces est mal connue, la vie imaginale, l'accouplement et la ponte sont quasi ignorés. Notre savoir se réduit *grosso modo* à ce qui a été établi par Smith (1958 : 244-246) chez *C. dentata* dont je rapporte les grandes lignes du cycle.

Les Mouches vivent peu en laboratoire.

D'après Townsend (1936, IV : 73), elles déposeraient des œufs macrotypes incubés. L'ovaire comporte généralement 12 ovarioles. L'appareil génital présente un utérus allongé formant deux boucles dans lequel 200 œufs ont pu être dénombrés.

Source : MNHN, Paris

Le premier stade larvaire vit librement dans l'hémocœle de l'hôte, les deux autres sont fixés, par l'intermédiaire d'un siphon respiratoire aux trachées de l'hôte au voisinage d'un stigmate.

La larve après sa sortie se transforme rapidement en pupe. La période nymphale dure de 8 à 13 jours (à 24 °C).

C. dentata se rencontre dans ses hôtes de la mi-juin jusqu'à la mi-septembre. Il y a quatre générations. L'hivernage a lieu non sous forme de pupe comme l'avait publié Smith (1958 : 245) mais à l'état larvaire dans l'hôte (Smith 1965 : 192 et Arnaud & Rentz 1965 : 205).

2. Informations sur le cycle d'*Anacridium aegyptium* (L.).

Le Criquet égyptien, Acridien de grande taille, appartient à la famille des *Catantopidae*.

Sa distribution géographique est typiquement méditerranéenne. Il est connn d'Afrique du Nord, d'Europe méridionnale, d'Asie occidentale (Turquie, Israël, Arabie), d'Égypte, de Libye, etc. (Dirsh & Uvarov 1953 : 45). En France, il n'est commun que dans le Midi, mais il se rencontre parfois dans des régions plus septentrionales (Chopard 1952: 229).

Son cycle qui a donné lieu à de nombreuses études (Grassé 1922; Fedorov 1927; Volkonsky 1937; Colombo 1950, 1952, 1953, 1955, 1956; Alvarez 1964; Norris 1965) est caractérisé par un hivernage à l'état imaginal et l'absence de diapause de l'œuf, ce qui le distingue nettement de celui de la grande majorité des Acridiens français.

La ponte a lieu en avril ou mai et l'éclosion des jeunes larves en juin ou juillet. Le développement embryonnaire dure de 1 à 2 mois. Après 6 ou 7 mues (en général 6 chez les mâles, 7 chez les femelles, parfois 7 dans les deux sexes), les Criquets deviennent adultes en août ou septembre. Le développement larvaire dure de 1 mois et demi à 3 mois. La durée de chaque stade est amplement variable : entre 5 et 15 jours [1].

L'accouplement a lieu à la fin de l'été et au printemps suivant. Durant l'hiver, l'ovaire entre en diapause à un stade immature; l'activité génitale de la femelle ne reprend qu'au printemps.

Ces Orthoptères meurent l'été après avoir vécu de 12 à 14 mois. Le cycle est univoltin. Mais l'on peut, dans certaines conditions d'élevage, provoquer la rupture de la diapause ovarienne et obtenir deux générations annuelles (Volkonsky 1937 : 740; Colombo 1950 : 443). La photopériode constitue le facteur principal de la régulation de cette diapause (Norris 1965 : 25-28).

Ce cycle, bien connu par des élevages de laboratoire, l'est beaucoup moins dans la nature. En particulier, en Provence, le Criquet égyptien adulte abondant l'hiver et au printemps disparaît en juin-juillet et il faut attendre les mois d'août-septembre pour rencontrer des larves déjà âgées ou de jeunes imagos. Colombo (1956 : 277) note également l'abondance relative du Criquet égyptien en Italie durant l'hiver et le printemps. Les jeunes larves, à part quelques rencontres fortuites, sont quasi introuvables. Cela tient à notre ignorance de leur écologie. L'on sait que l'adulte est arboricole (ce qui a valu au genre *Anacridium* le nom de « tree locust »). Dirsh & Uvarov (1953 : 9) ont écrit : « All members of the genus are arboreal *both* in the nymphal and adult instars... », mais font remarquer à propos d'*A. aegyptium* que « remarkably little has been published on its ecology ». Grassé (1922) a noté que cette espèce ne semble pas avoir un habitat bien déterminé. L'adulte a été signalé sur les arbustes et les buissons comme sur les grands arbres (Volkonsky 1943 : 253; Chopard 1952 : 229; Dirsh & Uvarov 1953 : 46-8; Alvarez 1964 : 193). J'ai capturé l'adulte un peu partout dans la Provence littorale, notamment dans les collines de la Nertbe (ouest de Marseille) où il vit sur les buissons de ronces ou les arbres (Amandier, Chêne Yeuse, Troène). Il n'est pas rare sur les haies de fusain dans les jardins de banlieue. Mais on le rencontre aussi bien dans les vergers qu'en campagne, dans le maquis comme dans la garrigue.

En ce qui concerne les larves, j'ai, au cours de la première quinzaine d'août 1962, découvert à Carqueiranne (Var) une station assez riche en Criquets égyptiens larvaires (stade IV à l'adulte). Ces larves se tenaient sur le tronc d'Ormeaux formant un bosquet important le long d'un ruisseau. Au pied de ces arbres j'ai retrouvé des dépouilles exuviales des stades IV à VI. Cette découverte rend plausible l'existence des mœurs arboricoles des larves âgées.

1. Cela m'a obligé à disposer de lots témoins d'hôtes pour étalonner la durée du développement dans des conditions d'élevage identiques à celles des hôtes parasités.

Source : MNHN, Paris

II. VIE IMAGINALE

Je ne suis pas parvenu à observer un adulte de *Ceracia mucronifera* dans la nature. Les imagos paraissent rares et leur capture exceptionnelle (Rondani 1865 : 222, en a récolté 2 exemplaires). La plupart des auteurs qui traitent de cette Mouche l'ont obtenue d'élevage.

Les indications que je vais donner sur la vie imaginale ont été établies grâce à l'élevage de plus de 500 Mouches *in vitro* provenant de quelques 600 pupes recueillies à partir des hôtes infestés dans la nature. Certains aspects de la vie imaginale (sexualité, physiologie de la reproduction et comportement) seront, de ce fait, étudiés en détail et dans des conditions précises. Mais d'autres aspects indissociables du milieu naturel se ressentent de l'absence de données naturelles. En particulier aucune information n'a pu être recueillie en ce qui concerne l'écologie, les comportements de relation et de nutrition.

1. Caractéristiques spatio-temporelles et numériques.

La durée de vie a pu être estimée au laboratoire. Les informations sur la chorologie, la phénologie et l'abondance se réduisent à un simple aperçu.

a. *Durée de vie.*

La longévité de *Ceracia mucronifera*, établie *in vitro*, est liée aux conditions d'élevage. Un degré élevé et constant d'humidité de l'air (80 à 95 %) et une température voisine de 20 °C semblent essentiels à la vie des Mouches au laboratoire.

Les durées de vie, basées sur les observations de 1964 et portant sur les trois générations estivales, furent les suivantes sur une population de 286 Mouches :

59,3 % des mâles et 73,5 % des femelles vécurent de 0 à 15 jours,
24,7 % des mâles et 21,8 % des femelles vécurent de 16 à 20 jours,
14,1 % des mâles et 3,8 % des femelles vécurent de 21 à 25 jours,
1,9 % des mâles et 0,9 % des femelles vécurent de 26 à 30 jours.

La durée moyenne de vie des individus fut de deux semaines; les mâles vécurent un peu plus longtemps que les femelles.

Un dénombrement portant sur 250 Mouches n'a pas laissé ressortir de différence entre la longévité des individus mâles ayant copulé et ceux ne l'ayant pas fait, ni entre celle des femelles vierges, où la rétention des œufs est forcée, et celle des femelles fécondées ayant pondu.

b. *Chorologie.*

Les renseignements concernant la distribution géographique de *C. mucronifera*, espèce considérée comme circaméditerranéenne (Herting 1960 : 58), sont fragmentaires.

Signalée d'Italie par Rondani (1865), de Tunisie par Callot (1936) et Séguy (1936) sous le nom d'*Acemyia calloti*, cette espèce a été trouvée en Espagne (Peris 1956), dans le Sud de la France (Léonide 1961 a) et récemment en Israël par Kugler (1963: 31). On ignore si elle existe dans les autres pays méditerranéens où se trouve l'hôte.

En Provence, je l'ai élevée de Criquets égyptiens provenant de la région toulonnaise (département du Var) : jardins de Toulon, la Valette du Var, Solliès-Ville, Méounes, Hyères (massif du Fenouillet), Carqueiranne. Monsieur Biliotti m'a communiqué des individus élevés de Criquets égyptiens capturés au cap d'Antibes (département des Alpes-Maritimes). Dans le département des Bouches-du-Rhône, les Criquets égyptiens parasités par ce Tachinidé se sont révélés rares. Dans la banlieue marseillaise, sur plus de 300 Criquets qui ont été soit disséqués, soit conservés en élevage en laboratoire, deux seulement étaient parasités.

En ce qui concerne la distribution altitudinale, les renseignements sont quasi inexistants. En Provence, toutes les localités citées ont une faible altitude.

c. *Phénologie.*

La phénologie a été établie dans la nature par la dissection d'hôtes parasités récoltés et, au laboratoire, par l'élevage des générations successives.

α. Éléments de la phénologie dans la nature.

Les données sur la phénologie de *Ceracia mucronifera* dans la nature sont réduites puisque ni les Mouches ni les hôtes dans leurs plus jeunes stades n'ont pu être découverts.

Source : MNHN, Paris

La partie du cycle la plus facile à observer, par dissection, est la phase larvaire en hivernage dans l'hôte adulte, qui se déroule de septembre à mai. Tout au long de cette période, les hôtes ne renferment que des larves I.

Au mois de mai, on assiste à la sortie des larves et à la formation des pupes. On rencontre en effet quantité d'hôtes prostrés, inertes, mouranta ou morts, l'abdomen criblé de trous de sortie et plein d'exuvies. Passée cette époque, le Criquet égyptien, jusque là abondant, disparaît presque complètement.

La sortie des larves peut, dans des cas exceptionnels, s'étendre jusqu'au début juillet. Les imagos les plus tardifs de cette génération auront donc vu le jour à la mi-juillet! De tels retardataires ayant été obtenus à partir d'bôtes conservés au laboratoire appartiennent incontestablement à la génération en hivernage.

Après ces émergences, on perd toute trace du parasite jusqu'au début septembre où l'on trouve une nouvelle génération en hivernage dans l'hôte. Il ne m'a pas fallu moins de cinq ans d'observations suivies pour recueillir quelques informations sur la vie de ce parasite pendant la période estivale. Je n'ai retrouvé trace de l'bôte qu'à la mi-août sous forme de rares larves III, de quelques larves IV et V, essentiellement de nymphes et de jeunes adultes. Leur dissection révéla la présence du parasite aux trois stades larvaires, preuve de l'existence, dans la nature, d'au moins une seconde génération. Des sorties larvaires ont été constatées à la mi-août et des éclosions à la fin août et début septembre. Il s'agit là d'individus appartenant à une des générations estivales.

De la mi-mai à la mi-août je n'ai pu trouver ni l'hôte ni son parasite.

Pour fragmentaires que soient ces observations, elles sont cependant suffisantes pour prouver l'existence d'au moins une génération estivale et d'une génération en hivernage, au premier stade larvaire, dans l'hôte.

β. Au laboratoire.

J'ai obtenu quatre générations annuelles dont l'une peut être partielle.

Les premiers imagos apparaissent vers la mi-mai. La phase imaginale de cette génération s'étend jusqu'au milieu de juin et au maximum jusqu'au début juillet. La descendance larvaire se développe dans les larves de Criquets égyptiens des stades I et II. Dans la nature, où cette phase du cycle est inconnue, les imagos de cette génération peuvent sans doute rencontrer les jeunes larves comme les vieux adultes du Criquet égyptien. La ponte peut-elle avoir lieu dans ces derniers individus, condamnés à mourir à brève échéance? Au laboratoire, les femelles gravides y déposent leurs œufs, mais les larves s'avèrent souvent incapables de pénétrer. Si elles y parviennent, le cycle endoparasitaire s'accomplit normalement dans la mesure où il n'est pas interrompu par la mort de l'hôte.

Les imagos de la deuxième génération émergent de la mi-juin à la mi-juillet et se maintiennent jusqu'en août. Leur descendance se développe dans les larves de Criquets égyptiens des stades II à V.

Les premiers imagos de la troisième génération apparaissent fin juillet et vivent du mois d'août au début septembre. Ces Mouches déposent leurs œufs sur des bôtes dont certains sont encore au 3e et 4e stade larvaire mais dont la majorité sont au 5e stade larvaire et au stade nymphal et une minorité au stade imaginal.

Une partie des larves issues de ces œufs peuvent se développer et donner des imagos qui émergent fin août-début septembre. Ils constituent la quatrième génération estivale partielle et vont pondre sur des hôtes qui sont pour la majorité à l'état nymphal et adulte.

L'autre partie des larves issues de la troisième génération, et le cas échéant celles issues de la quatrième génération, demeurent an stade I dans leur hôte jusqu'au printemps suivant. Les imagos qui en résulteront seront ceux qui se rencontrent à la mi-mai.

Ce cycle quadrivoltin a été établi *in vitro*, par la propagation du parasite de génération en génération. Mais il n'est pas prouvé que ce nombre de générations, atteint dans les conditions du laboratoire (température constante) le soit effectivement et toujours dans la nature.

Nous verrons (p. 97) que le cycle d'une génération dure au minimum 25 jours. Quatre générations peuvent donc se succéder de la mi-mai à la mi-septembre. Mais ce cycle pent être plus long, ce qui se traduit par un recouvrement des générations successives, effectivement constaté *in vitro* (où j'ai pu obtenir l'accouplement entre individus de deux générations successives) et pourrait également aboutir à la suppression d'une ou plusieurs générations.

Source : MNHN, Paris

d. *Abondance.*

Il est difficile de donner une idée de l'importance de la population de *Ceracia mucronifera* puisque l'imago demeure introuvable dans la nature. Les seules indications que je puisse avancer résultent de la considération des taux de parasitisme.

Il importe en premier lieu de remarquer que le nombre de parasites qui se développent chez l'hôte adulte est relativement important (voir p. 100).

En second lieu, j'insisterai sur le fait que dans certaines localités le taux de parasitisme demeure constant et assez élevé. La seule époque où j'ai pu établir ce taux dans des conditions valables a été celle durant laquelle le parasite hiverne dans l'hôte, de septembre à mai. Pendant cette période, les populations hôtes et parasites à l'état larvaire sont à peu près stables. Dans la région marseillaise, ce taux fut bas, inférieur à 1 %. Dans la région toulonnaise, en revanche, ce taux s'est maintenu entre 15 et 35 %. Le taux moyen, qui fut de 30 %, est relativement important pour un parasite d'hôtes sédentaires.

2. Sexualité, physiologie de la reproduction.

La propagation du parasite *in vitro* m'a permis d'étudier dans des conditions précises les divers aspects de la sexualité (sex-ratio, accouplement) et de la physiologie de la ponte (descente des œufs dans les voies génitales, fécondation, incubation, etc.), puisque outre l'âge des femelles, les date et heure de l'accouplement, et par suite le temps écoulé depuis la fécondation, étaient connus.

a. *Sexualité.*

α. Sex-ratio.

Entre 1962 et 1964, sur 457 Mouches élevées, j'ai obtenu 234 mâles pour 223 femelles. Cette sex-ratio, déterminée dans les seules conditions valables c'est-à-dire au moment de l'imaginalisation, est voisine de 1. Le déterminisme du sexe est de toute évidence génétique.

Les pupes formées à partir d'un même hôte, quel que soit son sexe, donnent des individus mâles et femelles souvent en nombre égal. On ne peut donc parler d'une influence phénotypique du sexe de l'hôte sur celui du parasite.

β. Anatomie génitale.

1° *L'appareil génital mâle* comporte deux testicules sensiblement arrondis, relativement volumineux (diamètre de 300 à 340 μ) de couleur jaune orangé vif.

De chaque testicule part, d'une zone renflée, large de 80 μ, longue de 250 μ et qui joue le rôle d'une vésicule séminale, un spermiducte ou canal déférent. Les deux spermiductes se réunissent en un large « canal médian » qui reçoit dans sa zone proximale deux glandes génitales accessoires, rondes, de 80 μ de diamètre. Le canal éjaculateur qui fait suite mesure 1,2 mm de long, 68 μ de diamètre.

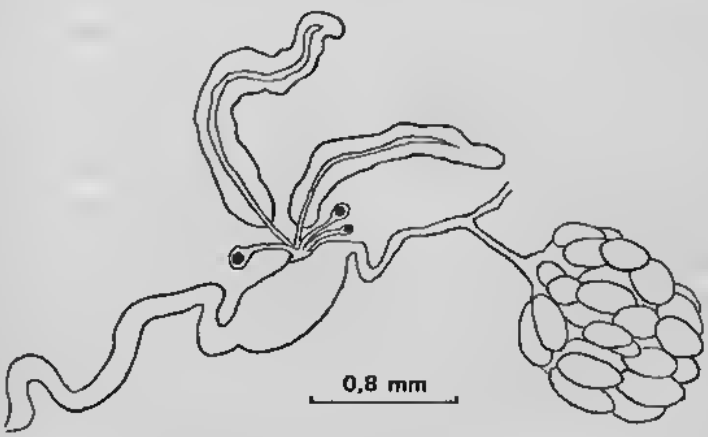

FIG. 28. — Appareil génital femelle de *Ceracia mucronifera;* un seul ovaire a été représenté
Noter l'utérus, le récessus de fécondation

2° *L'appareil génital femelle* (fig. 28) montre deux ovaires ovoïdes (2,2 à 2,3 × 1,1 à 1,3 mm) comportant chacun 12 ovarioles, quelquefois jusqu'à 16.

Source : MNHN, Paris

J'ai rencontré deux femelles qui présentaient un seul ovaire développé; l'autre était réduit à une petite masse informe de tissu à l'extrémité proximale de l'oviducte pair.

Chaque ovariole comporte de 4 à 6 ovocytes, 4 ou 5 à la naissance, 6 au bout de quelques jours.

De chaque ovaire part un court oviducte pair (0,6 mm) qui converge avec son homologue pour constituer un oviducte commun presque deux fois plus long (1,1 mm). Ce dernier, dans sa partie distale, se renfle en une petite chambre : le récessus de fécondation où débouchent les canaux de trois spermathèques et ceux de deux volumineuses glandes accessoires allongées (2,2 mm).

Le tractus génital se termine par un utérus cylindrique musculeux et fortement trachéolisé. Chez la femelle vierge, cet utérus contracté, vide, est de longueur modeste (2 à 4,5 mm). Après la fécondation, il se remplit d'œufs, s'allonge et forme un tube cylindrique rétréci à son extrémité et s'enroulant sur lui-même. Il peut alors faire un tour et demi de spire et mesurer jusqu'à 8 mm de long. Sa partie étranglée se termine par l'oviscapte assez court.

Cette description corrobore celle donnée, à propos des *Ceracia* en général, par TOWNSEND (1936, IV : 73).

γ. Accouplement.

L'accouplement a pu être obtenu au laboratoire à toutes les heures de la journée, le matin comme l'après-midi.

1° *Conditions nécessaires à l'accouplement* [1]. — L'éclairement artificiel ou naturel, la température, l'humidité, dans les limites courantes ne semblent pas avoir une action stimulante dans l'accouplement. En revanche, le rapprochement des sexes dans un espace limité favorise l'accouplement et cela d'autant plus que les conjoints n'ont eu aucun contact antérieur avec d'autres adultes, quel que soit leur sexe. L'isolement des individus avant l'accouplement est un facteur de succès et les chances de voir l'accouplement se produire sont faibles lorsque mâles et femelles cohabitent depuis leur émergence.

L'accouplement ne peut s'accomplir que dans des limites d'âge déterminées, comme l'ont laissé ressortir les 405 expériences réalisées en vu d'obtenir l'accouplement et dont 92 ont été positives.

Dans la majorité des cas (79 sur 89), les femelles se sont accouplées dans les 24 heures qui ont suivi l'imaginalisation. Il n'est pas rare de voir le coït se produire quelques minutes après l'émergence, alors que les ailes ne sont pas étalées. Le coït avec des femelles âgées de moins de 24 heures se produit avec facilité, comme cela apparaît dans le nombre élevé de coïta obtenus dans ces conditions (79 sur 258 expériences de 1964 soit 30 %), mais également dans la rapidité (quelques minutes) avec laquelle il intervient dès que les conjoints sont mis en présence.

L'accouplement peut encore se produire avec des femelles âgées de 2, 3 et même 4 jours. Mais je n'ai pas pu l'obtenir avec des femelles plus âgées. Seulement 10 % (5 sur 55) et 13 % (4 sur 30) des expériences d'accouplement ont eu un dénouement positif avec des femelles de 2 et 3 jours. Ce chiffre tombe à 5 % (1 sur 23) avec des femelles de 4 jours.

L'amplitude d'âge compatible avec l'accouplement est plus grande chez les mâles. J'ai pu faire féconder des jeunes femelles par des mâles dont l'âge allait de 1 à 15 jours. Avec des mâles de 14 jours, les femelles ont toujours été fécondées. Dans l'unique expérience avec un mâle de 15 jours, une seule des trois spermathèques contenait quelques spermatozoïdes. Il est possible que la sénilité puisse être mise en cause. J'ai obtenu des amplexus avec des mâles de 17 jours mais je n'ai pu obtenir d'intromission.

D'autre part, il semble que pendant les premières heures de la vie du mâle l'accouplement soit impossible. Je ne suis pas parvenu, même en insistant, à faire accoupler un mâle âgé de moins d'un jour. On peut reconnaître l'existence d'un délai de maturation sexuelle de 24 heures (dans la seule exception, le mâle avait plus de 23 heures). Les mâles de 1 et 2 jours s'accouplent avec moins d'ardeur que les mâles plus âgés. Toutefois, la dissection des imagos mâles ne laisse pas ressortir d'impossibilité physiologique de l'accouplement; leurs tubes spermatiques renferment des spermatozoïdes actifs, de l'instant de leur émergence à celui de leur mort.

Les pourcentages et les vitesses des coïts positifs que j'ai obtenus dans mes expériences

1. La réalité de l'insémination a toujours été vérifiée soit par la ponte d'œufs incubés, soit par la présence de spermatozoïdes dans les spermathèques.

Source : MNHN, Paris

montrent que les combinaisons optimales de l'âge des conjoints présidant à l'accouplement sont de moins de 24 heures pour les femelles et 3 à 12 jours pour les mâles.

La protandrie dans un lot de pupes issues d'un même hôte (voir p. 106) va donc jouer un rôle de premier plan. Cette condition doit permettre aux individus d'une petite colonie de *Ceracia mucronifera* provenant d'un seul hôte (ce qui est possible vu le grégarisme larvaire) de s'accoupler entre eux et de procréer.

Les mâles peuvent s'accoupler avec plusieurs femelles; j'ai fait féconder 6 femelles par le même mâle en 3 heures. Par contre, je n'ai jamais réussi à faire copuler 2 fois la même femelle.

2° *Comportement de copulation.* — Comme l'a fait Dupuis (1963 : 188), je distinguerai dans l'accouplement deux phénomènes différents : l'amplexus — ou ensemble des actes par lesquels le mâle se juche sur la femelle et s'y maintient — et l'intromission.

L'amplexus. Le mâle *in vitro* se juche brutalement sur le dos de la femelle et il s'ensuit souvent une courte lutte avant que la femelle s'immobilise.

Le mâle se tient très droit et son corps fait un angle, d'environ 30° ouvert vers l'avant, avec celui de la femelle. Les tarses de la première paire de pattes du mâle s'appuient sur la tête de la femelle, sur les yeux ou sur les orbites, au niveau des antennes. La deuxième paire de pattes enserre la femelle au niveau des ptéropleures thoraciques, juste à la base des ailes. Les pattes postérieures font le tour de l'abdomen au niveau des deuxième et troisième segments. Les ailes du mâle sont repliées en arrière; celles de la femelle sont souvent plaquées contre le corps par les pattes moyennes et postérieures du mâle.

Entre deux partenaires maintenus ensemble, j'ai pu obtenir la répétition des amplexus avant que se produise l'intromission. Sur 244 observations, j'ai constaté que, dans 42 % des cas, il y avait eu plusieurs amplexus, leur nombre pouvant aller de 2 ou 3 jusqu'à 11. Je n'ai pas relevé de rapport précis entre la durée de chaque amplexus et leur nombre; mais assez souvent les amplexus nombreux sont brefs.

Dans la majorité des cas (58 %) l'intromission s'effectue au cours du premier et unique amplexus. La durée de l'amplexus qui précède l'intromission a été inférieure à la minute (de 1 à 45 secondes) dans environ 70 % des cas; dans 20 % des cas elle a varié entre 45 secondes et 2 minutes, et ce n'est que dans quelques cas (10 %) qu'elle a dépassé 2 minutes et atteint exceptionnellement plus de 10 minutes.

Lorsque l'intromission n'a pu être réalisée, le nombre des amplexus fut plus élevé. Dans 50 % des cas, ils ont été en nombre supérieur à 3 et ont pu atteindre 15. Leur durée variable, parfois très brève, a pu dépasser 25 minutes.

L'intromission. Je n'ai pu analyser en détail le phénomène de l'intromission. Celle-ci, simplement constatable lorsque les extrémités de l'abdomen des deux conjoints se rejoignent à se toucher, a souvent été vérifiée sous la loupe binoculaire.

Généralement il n'y a qu'une seule intromission (78 cas sur 89); exceptionnellement, l'intromission peut être interrompue et reprise à deux, trois ou quatre fois, sans que l'amplexus soit rompu.

La durée de l'intromission fut, dans 94 cas (sur 112), comprise entre 4 et 11 minutes et dans 11 cas, entre 11 et 21 minutes. Dans 7 cas, la durée de l'intromission fut inférieure à 4 minutes et n'a pas assuré la fécondation de la femelle (comme l'a montré l'examen des spermathèques). Lorsqu'il y a plusieurs intromissions successives, une au moins dure plus de 4 minutes.

Le nombre des intromissions réalisées au cours d'un seul accouplement paraît indépendant de l'âge respectif des deux conjoints. La question de l'influence de l'âge sur la durée des intromissions est moins facile à trancher. L'âge de la femelle ne semble pas intervenir directement. Plus la femelle est âgée, plus elle réagit violemment, rendant l'accouplement agité; la durée de l'amplexus peut être alors allongée mais celle de l'intromission ne l'est pas. L'âge du mâle, entre 1 et 12 jours, n'influe pas sur la durée de l'intromission. Au-delà de 12 jours, les résultats sont fluctuants. Avec un mâle de 15 jours, l'intromission n'a duré que 5 minutes mais la femelle a montré que deux des spermathèques étaient vides, la troisième ne contenait que quelques spermatozoïdes. Un mâle de 13 jours réalisa un coït de 20 minutes, mais la femelle ne fut pas fécondée. Avec deux mâles de 14 jours, l'intromission dura 12 minutes pour l'un, 9 minutes 40 secondes pour l'autre et la fécondation fut effective. Il semble que l'on assiste à un allongement de la durée de l'intromission et que quelquefois la fécondation n'ait pas lieu ou soit partielle.

Source : MNHN, Paris

h. *Physiologie de la ponte.*

α. Maturstion des œufs [1].

Je n'ai pas envisagé l'ovogenèse et les différents aspects morphogénétiques de la maturation des œufs (choriogenèse, différenciation des cryptes respiratoires, de la couche adhésive).

Je me hornerai à donner un aperçu de la situation de la maturation des œufs au moment de l'imaginalisation et son évolution chronologique.

Au moment de l'éclosion, la dissection des femelles montre que les œufs, tous contenus dans les ovaires, sont mûrs, c'est-à-dire prêts à être fécondés.

La maturation des œufs se déroule durant la vie nymphale. J'ai, par dissection d'un lot de pupes — dont la période nymphale a été de 16 jours —, établi la chronologie sommaire de cette maturation : 9 jours avant l'émergence on ne trouve rien qui ressemble macroscopiquement à un appareil génital, 5 jours avant, les différentes parties de l'appareil génital sont reconnaissables à l'exception des ovarioles encore très petits; 3 jours avant, les ovarioles sont bien constitués et contiennent chacun déjà 5 à 6 ovocytes de 350 μ de long, c'est-à-dire pratiquement de la taille de l'œuf.

La possibilité pour les œufs d'être fertilisés dès l'imaginalisation est attestée notamment par la dissection des femelles qui ont copulé quelques minutes après leur émergence. Par exemple, 16 heures après l'imaginalisation et le coït, une femelle présente 132 œufs dans l'utérus et 20 seulement dans les ovaires. 5 jours après, les ovaires ne renferment plus que 1 ou 2 œufs et 4 ou 5 ovocytes.

β. Descente des œufs dans les voies génitales.

Chez la plupart des femelles vierges, quel que soit leur âge, les œufs demeurent dans les chambres ovariennes. En revanche, l'on assiste à la descente des œufs dans l'utérus après le coït. J'ai cherché à en préciser la vitesse, ce qui est aisé au laboratoire, en réalisant la dissection des femelles à des intervalles de temps réguliers après la fin de l'accouplement (voir Tableau V).

TABLEAU V. — **Vitesse de descente des œufs dans les voies génitales**

Temps écoulé depuis le coït	Nombre d'œufs descendus	Nombre d'œufs encore dans l'ovaire
5 minutes	1 dans l'oviducte pair.	Tous
30 minutes	15 dans l'utérus.	Presque tous
1 h 30	48 — —	120
2 h 30	63 — —	100
4 h	70 — —	≠ 100
7 h	84 — —	26
8 h	138 — —	34
16 h	132 — —	20
1 jour	120 — —	20
2 jours	170 — —	4-5

La ponte ovulaire, le passage dans le récessus de fécondation et la descente dans l'utérus débutent dans la première demi-heure, pour ne pas dire les premières minutes qui suivent la fin de l'accouplement; 4 heures après, environ la moitié des œufs sont déjà accumulés dans l'utérus; moins d'une demi-journée après l'accouplement (et souvent en fait après l'imaginalisation) la presque totalité des œufs sont descendus dans l'utérus. A ce stade, ce dernier s'est allongé et spiralé, l'ovaire de taille réduite ne contient plus que quelques œufs et ovocytes.

1. J'entends par œuf mûr, comme cela est fréquent en entomologie, non un zygote mais un ovule prêt à être fécondé et qui mérite le nom d'œuf en raison de ses dimensions, de sa forme, de sa structure identiques à celles de l'œuf pondu.

Source : MNHN, Paris

Dans les ovarioles, les œufs sont disposés dans le sens de la longueur, le pôle micropylaire situé du côté distal. Au moment de la ponte ovulaire, l'œuf s'engage dans les oviductes, toujours orienté en long, le pôle postérieur le premier. Les œufs sortent du récessus de fécondation leur pôle postérieur en avant (leur grand axe dans la même direction que celui des voies génitales) et basculent de manière à s'accumuler en travers dans l'utérus. Ils sont alors disposés leur grand axe perpendiculaire à celui de l'utérus et empilés les uns sur les autres, leur face convexe tournée vers le récessus de fécondation. Il se forme deux colonnes d'œufs s'imbriquant l'une dans l'autre, comme cela avait été noté par TOWNSEND (1936, IV : 73) chez les *Acemyiini* en général. Tous les œufs d'une colonne montrent leur pôle antérieur d'un même côté. Il m'a été donné d'observer, très rarement, certains œufs qui se sont placés en parallèle de l'axe longitudinal de l'utérus, en marge des colonnes. Dans la région distale, les œufs basculent à nouveau et s'engagent en long, le pôle micropylaire en arrière, dans la partie rétrécie de l'utérus puis dans l'oviscapte.

γ. Fécondation.

La fécondation des œufs se fait successivement, lors de leur descente dans les voies génitales, au moment du passage dans le récessus de fécondation. Cela est attesté par le développement des œufs qui se produit progressivement et d'une manière aussi continue d'un bout à l'autre de l'utérus, les œufs les plus avancés dans leur développement étant les plus près de l'oviscapte.

La fécondation des œufs débute donc, elle aussi, quelques minutes après l'accouplement, et est achevée pour la quasi-totalité des œufs en moins d'une demi-journée.

Le rythme de la fécondation est continu et de l'ordre — tout à fait approximatif — d'une quinzaine d'œufs à l'heure.

δ. Déterminisme de la ponte ovulaire et de la descente des œufs.

Dans les processus normaux, la ponte ovulaire et la descente des œufs dans l'utérus sont déclenchées par l'accouplement. Mais le facteur déterminant est-il l'amplexus, l'intromission ou la fertilisation de la femelle? Je ne puis répondre catégoriquement et me bornerai aux remarques suivantes :

Il m'a été donné d'observer le coït d'une jeune femelle avec un mâle âgé de 13 jours. La dissection réalisée 13 jours après montra que la femelle n'avait pas été fécondée (3 spermathèques vides), le mâle étant vraisemblablement sénile. Un seul œuf se trouvait dans l'utérus, tous les autres étaient demeurés dans les ovaires.

Les accouplements au cours desquels, soit de nombreux amplexus (30 cas), soit même de brèves intromissions ont été réalisés sans assurer la fécondation (7 cas), n'ont pas provoqué la descente des œufs.

Ces exemples montrent que ni la présence du mâle, ni l'amplexus, pas même l'intromission ne sont suffisants à déclencher la ponte ovulaire et la descente des œufs dans l'utérus. Seule la fertilisation de la femelle parvient à provoquer ces phénomènes.

Dans les cas de femelles fécondées et ayant pondu normalement, j'ai souvent remarqué la présence des spermatozoïdes dans les trois spermathèques, mais quelquefois une seule était emplie. Cela a été suffisant pour que la descente des œufs se produise.

L'action déterminante de la fertilisation dans la ponte ovulaire est encore attestée par la rétention des œufs dans les ovaires des femelles vierges. Chez la majorité d'entre elles, même lorsqu'elles sont âgées, tous les œufs demeurent dans les ovaires et les voies génitales sont vides (dans 28 cas). Il arrive cependant, même assez souvent, que quelques œufs (jusqu'à 3) se rencontrent dans les oviductes pairs et impairs et le récessus de fécondation (20 cas), voire dans l'utérus (3 cas). Le blocage des œufs a donc lieu au niveau du récessus de fécondation et la descente de quelques œufs jusqu'à ce niveau n'est pas en contradiction avec notre opinion. Le passage de rares œufs dans l'utérus des femelles vierges peut être interprété comme le résultat d'une action mécanique due à des contractions utérines.

Il y a cependant quelques cas inexpliqués qui font exception et méritent d'être considérés. Dans quatre cas, de nombreux œufs, voire la totalité, ont pu s'accumuler dans l'utérus de femelles non fertilisées (spermathèques vides, œufs non embryonnés) [1]. Deux des femelles, jamais mises en présence d'un mâle, étaient réellement vierges. L'une disséquée à l'âge de 11 jours contenait 8 œufs dans l'utérus; l'autre, disséquée à l'âge de 15 jours, en montrait 20.

1. BETBEDER-MATIBET (1967 : 164) considère que chez le Tachinidé Exoristiné, *Diatraeophaga striatalis* Town., la descente de tous les œufs se produit même chez la femelle vierge.

Source : MNHN, Paris

Les deux autres femelles avaient eu des contacta avec un mâle, mais aucune intromission de durée normale ne s'est produite comme j'ai pu le constater *de visu* et comme l'a attesté l'absence de spermatozoïdes dans leurs spermathèques et le non développement des œufs. La première, mise à deux reprises en présence d'un mâle, n'avait pas subi d'amplexus. Disséquée à 15 jours, elle laissa voir 32 œufs dans l'utérus. La deuxième avait subi 7 amplexus. Autopsiée à 17 jours, elle montra la totalité de ses œufs non embryonnés dans l'utérus. L'âge avancé de ces femelles ne semble guère pouvoir être retenu car de nombreuses femelles vierges du même âge n'ont pas montré d'œufs dans l'utérus.

De ces exemples, il serait intéressant de retenir, comme hypothèse de travail, la possibilité d'une certaine influence de la stimulation de la femelle par la présence du mâle (et à plus forte raison par l'amplexus ou par une intromission de durée brève et insuffisante pour assurer la fertilisation) dans le déclenchement de la ponte ovulaire et dans la descente des œufs dans l'utérus. Il importe cependant de souligner que cette stimulation seule est généralement insuffisante puisque nombre de femelles ayant subi des amplexus non suivis d'intromission ne montraient pas une descente des œufs.

ε. Fécondité des femelles.

Chez *Ceracia mucronifera* où la quasi-totalité des œufs sont mûrs dès l'imaginalisation, il est aisé d'estimer sans grande erreur possible, contrairement aux espèces où la maturation se poursuit durant une partie de la vie, la fécondité par le dénombrement des œufs dans l'ovaire ou dans l'utérus.

Le nombre moyen d'œufs contenus dans les deux ovaires de 27 femelles fut environ de 120, le chiffre maximum de 175 et le minimum de 72. On arrive à des chiffres identiques en dénombrant les œufs contenus dans l'utérus (voir Tableau V).

J'ai constaté dans le cas d'un petit hôte ayant donné 36 pupes et des adultes de taille réduite que sur 18 femelles obtenues 8 eurent une productivité normale, 3 une productivité faible (30 à 80 œufs pour les deux ovaires) et 7 furent stériles — les ovaires avortés ne comportaient pas un ovariole distinct. Chez ces femelles à productivité amoindrie la descente des œufs dans l'utérus, après le coït avec un mâle normal, se déroula lentement et la fécondation se fit mal ou pas. Une d'entre elles, comportant 36 œufs dans les ovaires, disséquée 6 jours après l'accouplement, ne contenait pas un œuf dans l'utérus. Une autre, disséquée à 7 jours, révéla 8 œufs non embryonnés dans l'utérus et rien dans les ovaires. La physiologie sexuelle des mâles issus du même hôte ne fut pas altérée; accouplés avec des femelles saines, provenant d'un autre lot, ils les fécondèrent normalement.

ζ. Incubation et développement des œufs.

Comme l'accouplement, la ponte ovulaire et la fécondation, l'incubation qui suit cette dernière débute le plus souvent dans les premières heures qui suivent l'imaginalisation et se déroule dans l'utérus (où presque tous les œufs sont parvenus 8-10 heures après le coït et y demeureront jusqu'à ce que les larves soient prêtes à éclore).

J'ai déterminé la durée de la période d'incubation en disséquant des femelles à des intervalles de temps réguliers après le coït.

Quatre jours après, les œufs examinés au microscope ne laissent pas reconnaître les ébauches des pièces buccales de la larve. Dès le cinquième jour, les deux tiers des œufs en moyenne (les plus proches de la sortie de l'utérus) présentent des pièces buccales visibles. A 6 jours, les femelles montrent dans tous leurs œufs, sauf les quelques derniers, des larves l mobiles. L'apparition des pièces buccales se produit environ 24 heures avant que la larve commence à se mouvoir dans l'œuf. Ces ébauches évoluent rapidement si l'on en juge par le fait que, dans un utérus contenant des œufs en voie de développement, il ne s'intercale que 3 ou 4 œufs entre celui ne présentant aucune trace de pièces buccales et celui qui les montre nettement.

Dans les conditions du laboratoire, en juin-juillet, la période d'incubation des œufs de *Ceracia mucronifera* dure environ 5-6 jours. Mais il existe une certaine marge de variation. Certaines femelles, sollicitées dès la fin du troisième jour après la fécondation, ont pu déposer quelques œufs embryonnés contenant des larves l prêtes à éclore. D'autres disséquées à 6 jours ne montrèrent que 7-8 œufs complètement développés.

L'élévation de la température, dans certaines limites, raccourcit la durée de l'incubation. Des femelles maintenues à 33 °C révélèrent une quarantaine d'œufs embryonnés dès le quatrième jour suivant l'accouplement.

Source : MNHN, Paris

Lorsque les ébauches des pièces buccales deviennent visibles, on constate que les 14-15 dernières formées (celles des œufs situés dans la partie proximale de l'utérus) sont toutes orientées vers le micropyle de l'œuf. Les autres, les plus anciennement sclérifiées (celles des œufs situés dans une partie distale de l'utérus plus proche de l'oviscapte) montrent par rapport à l'œuf, et par suite par rapport à l'utérus, une orientation anarchique. On observe des séries de quelques œufs (1 à 8) dans lesquels les larves sont orientées d'un côté, alternant avec d'autres séries d'œufs plus longues ou plus courtes dans lesquels les larves sont orientées en sens inverse.

Il y a donc, comme l'a constaté Dupuis (1963 : 245) chez les *Phasiinae*, un retournement des larves dans l'œuf. Mais ici, le retournement serait facultatif ou s'effectuerait avec des vitesses variables selon les œufs. On retrouve en effet encore des œufs avec des larves orientées vers le micropyle et d'autres en sens inverse dans la partie distale de l'utérus et dans la partie basale de l'oviscapte. Le retournement ne paraît même pas effectué dans tous les œufs au moment de leur dépôt sur l'hôte (voir *infra*). Il pourrait également se produire plusieurs retournements: la larve, dans certains cas, reprenant son orientation initiale.

η. Période de gestation et nature des œufs expulsés.

En présentant des hôtes journellement à des femelles, après accouplement, j'ai pu constater que la ponte débute vers le cinquième ou sixième jour et que les œufs expulsés sont complètement incubés.

Dans la majorité des cas, les femelles refusent de pondre tant que la plupart des œufs ne sont pas complètement embryonnés. Lorsque la ponte débute, elle peut être massive : le tiers ou la moitié des œufs descendus dans l'utérus, parfois davantage, peuvent être déposés dans la journée, et tous contiennent des larves. Des femelles, ouvertes tout de suite après le dépôt de leurs premiers œufs, ont montré que la majorité, voire la totalité, des œufs accumulés dans l'utérus renfermaient des larves prêtes à éclore.

Mais il y a quelques exceptions. Une femelle journellement mise en présence d'un hôte, depuis le coït, pond le sixième jour. Sa dissection aussitôt pratiquée révèle que tous les œufs situés dans l'utérus, sauf les 5 derniers, laissent voir les pièces buccales de la larve; seuls les 7-8 premiers contiennent des larves I qui remuent. La ponte a débuté environ 24 heures avant que la quasi-totalité des œufs soient incubés. Certaines femelles fécondées, précocement sollicitées par la présence de l'hôte, ont pu, dès le troisième jour, pondre quelques œufs embryonnés, voire non complètement incubés, dont certains ont achevé avec succès leur incubation sur le corps de l'hôte. Une femelle, sollicitée à plusieurs reprises, dépose 3 jours après l'accouplement 3 œufs contenant des larves I. Le lendemain, elle dépose 2 œufs non embryonnés. Le sixième jour, le ponte reprend abondante avec 15 œufs contenant des larves prêtes à éclore et se poursuit à cette cadence élevée les jours suivants.

Chez *Ceracia mucronifera*, la période de gestation se confond donc *grosso modo* avec celle de l'incubation de la quasi-totalité des œufs. Cette dernière s'achève, à la température moyenne de 20 °C, entre le cinquième et le sixième jour qui suit le coït. Comme ce dernier survient le plus souvent dans la journée qui suit l'imaginalisation, la ponte peut commencer dès l'âge de 5 jours. Les œufs déposés contiennent normalement des larves prêtes à éclore. Si les hôtes sont abondants, le nombre d'œufs pondus peut être d'emblée élevé. Certaines femelles sollicitées par la présence de l'hôte peuvent exceptionnellement déposer quelques œufs, embryonnés ou non, dès le troisième jour.

Ces résultats ont été établis pour la première génération estivale. Chez les femelles de la deuxième génération et surtout de la troisième, la période d'incubation des œufs et celle de la gestation se réduisent à 4 jours. Ces différences trouvent, sans doute, leur origine dans l'élévation de la température du laboratoire passée de 20 °C, en juillet, à 28-30 °C en août.

θ. Rythme de ponte.

1° *Durée de la période de ponte.* — Au laboratoire, j'ai pu obtenir le dépôt des œufs avec des femelles âgées de 3 à 15 jours, mais la période de la ponte va normalement du septième au treizième jour environ. Au-delà de 15 jours, je n'ai pu provoquer la ponte et la dissection des femelles à cet âge confirme l'épuisement de leur stock d'œufs.

Tous les œufs peuvent avoir été déposés dès le onzième jour et le sont tous à partir du seizième. Lorsque la mort survient avant le seizième jour, les femelles peuvent encore contenir dans leur utérus un nombre variable d'œufs. Les durées de la période de ponte,

Source : MNHN, Paris

de l'évolution de la physiologie de la fonction femelle et de la vie concordent. Cela m'autorise à penser que les données chronologiques établies à ce sujet, au laboratoire, sont valables.

2° *Capacité journalière de ponte.* — Je n'envisagerai pas, ici, le nombre d'œufs déposés par hôte ni celui des attaques quotidiennes; ces deux aspects se rattachant au comportement de ponte (voir *infra*). Je considérerai seulement la quantité maximale d'œufs qui peut être émise en une journée par une femelle.

Pour étudier cette capacité, j'ai placé des femelles, fécondées depuis 7 à 12 jours, en présence d'un nombre « illimité » d'hôtes et j'ai recensé les œufs déposés. 20 à 40 œufs (c'est-à-dire du 1/6 au 1/3 de la productivité totale), parfois davantage, peuvent être pondus dans une journée. Parmi les records, une femelle déposa 41 œufs en 8 minutes, une autre 63 en 40 minutes; le maximum fut de 73 dans la journée, ce qui représente plus de la moitié des œufs contenus dans l'utérus. Il est difficile de dire si la capacité totale de ponte d'une femelle peut être épuisée dans 12 heures; cela ne paraît pas impossible, mais doit être rare, tout particulièrement dans la nature.

3. Comportement de ponte.

Le comportement de ponte a été étudié en laboratoire, par l'observation directe de 310 infestations (voir tech. Chap. I) au cours desquelles 209 Acridiens ont été parasités et environ 1 700 œufs déposés et par une méthode indirecte consistant à relever la position des œufs placés sur le corps des hôtes afin d'en déduire les modalités de dépôt. Ce dernier procédé est seul utilisable pour avoir une idée des modalités de ponte sur le terrain; vu le nombre faible d'œufs relevé sur des hôtes récoltés, il ne m'a permis de réunir, dans les conditions naturelles, que des informations succinctes.

a. Étude en laboratoire.

α. Description du comportement.

Le comportement de ponte a été observé directement à de multiples reprises, mais les manœuvres se déroulent si rapidement que l'analyse détaillée s'est révélée difficile.

On n'assiste à aucune manœuvre préliminaire à l'attaque. La femelle mise en présence d'un Criquet ne semble pas y prêter attention. Puis au bout d'un temps variable et lorsqu'elle se trouve à proximité, elle se précipite sur l'hôte en courant ou par petits bonds, rarement en volant. Sur sa lancée, elle passe par dessus ou par dessous son corps, le balaye du bout de son abdomen et y dépose une série d'œufs. J'ai pu la voir avancer l'abdomen incurvé en direction antéro-ventrale, entre ses propres pattes, mais je ne peux affirmer si cette position est adoptée dans tous les cas. Quelquefois elle saute sur l'hôte pour l'abandonner aussitôt, le harcelant ainsi plusieurs fois de suite. En aucun cas, la Mouche ne reste au contact de l'hôte plus de quelques secondes.

Pour compléter les informations précédentes, j'ai, à l'instar de Dupuis (1963 : 213), procédé à un relevé méthodique de la position des œufs.

Dans notre cas, la petite taille du micropyle et des cryptes, invisibles même au stéréomicroscope, rend indiscernable le pôle antérieur du pôle postérieur de l'œuf sans préparation spéciale. Le seul moyen d'orienter la trajectoire de la ponte a été de coupler l'observation directe avec une notation de la position des œufs. Le système utilisé a consisté à porter, pour chaque attaque, sur un schéma représentatif de l'hôte, l'emplacement précis des œufs et à y indiquer par une flèche le sens de la trajectoire d'attaque. La comparaison des relevés effectués au moment de l'infestation des hôtes permet de dégager les conclusions suivantes.

La Mouche dépose toujours un certain nombre d'œufs à la fois, le plus souvent disposés selon une ligne qui matérialise la direction de la trajectoire suivie lors de l'attaque.

La trajectoire peut être droite ou courbe.

Son incidence (dans le plan horizontal) peut varier à l'extrême de 0° à 360°, mais affecte souvent un angle quelconque avec l'axe de symétrie de l'animal; quelques attaques ont été menées perpendiculairement ou parallèlement à l'axe longitudinal du corps de l'hôte.

La trajectoire peut être essentiellement contenue dans le plan dorsal, le plan ventral ou les plans latéraux de l'hôte ou, au contraire, s'étendre sur deux ou plusieurs plans à la fois; ainsi une Mouche plaça en une attaque 21 œufs disposés selon une ligne spiralée, qui aborda l'hôte par la face dorsale de la tête, s'infléchit progressivement sur le côté du thorax pour se terminer sous la face ventrale de l'abdomen.

Source : MNHN, Paris

L'incidence par rapport à la verticale va de l'attaque « rasante » à celle « en piqué » quasi verticale, cette dernière est rare.

L'hôte peut donc être assailli de toutes les directions, allant de la face dorsale aux faces ventrale et latérale et être abordé par les régions craniale, caudale ou latérale.

La série d'œufs alignés ne repose pas obligatoirement sur une seule partie du corps de l'hôte, et si les œufs peuvent être tous placés sur l'abdomen ou le thorax, il n'est pas moins fréquent de les voir disposés selon une trajectoire passant, par exemple, par la patte, le thorax et la tête.

Les œufs peuvent donc être déposés aussi bien sur la face supérieure qu'inférieure de l'hôte, mais uniquement sur les *faces découvertes* (*sensu* DUPUIS, 1963 : 213), c'est-à-dire à l'exclusion des parties tégumentaires cachées sous les ptérothèques ou le pronotum.

Le nombre d'œufs alignés selon une trajectoire est généralement supérieur à 4, il oscille en moyenne entre 5 et 10 et peut dépasser exceptionnellement la vingtaine.

Divers facteurs influent sur ce nombre : la taille de l'hôte, l'incidence de l'attaque (ces deux aspects conditionnent la longueur de la trajectoire); la vitesse du passage de la Mouche qui détermine l'espacement des œufs; l'écartement parfois égal ou supérieur à la largeur de l'œuf peut être inférieur et il n'est pas rare de voir 2 et même 3 œufs ou davantage se chevaucher par leur extrémité.

Plusieurs attaques en « trajectoire » peuvent se succéder donnant des alignements d'incidence variable, plus ou moins parallèles ou se recoupant.

L'infestation ne se fait pas toujours selon une trajectoire mais parfois par harcèlement au cours duquel plusieurs œufs sont déposés anarchiquement sur le corps de l'hôte.

Le parasite ne fait aucune distinction entre les hôtes sains et les hôtes contaminés. Une petite larve II (8 × 3 mm) de Criquet égyptien laissée pendant 48 heures avec deux femelles gravides reçut 41 œufs.

Un aspect du comportement qui mérite attention réside dans le nombre d'attaques qu'une femelle peut réaliser consécutivement et dans une journée. Dans la nature, un des facteurs responsables du nombre des attaques journalières ou consécutives réside dans la densité de la population de l'hôte qui détermine la fréquence des rencontres. Au laboratoire, en provoquant des rencontres multiples de femelles gravides avec des hôtes habituels et dans un espace restreint, j'ai pu obtenir l'infestation de 8 hôtes différents en 40 minutes (dépôt de 63 œufs). Plus généralement j'ai assisté à 3 ou 4 attaques, après quoi les femelles s'arrêtent de pondre. Elles recommencent après une période de repos de quelques heures. Je n'ai pu obtenir plus de 8 infestations quotidiennes.

β. Facteurs de la reconnaissance de l'hôte.

Les expériences entreprises dans le but de connaître les facteurs de la reconnaissance de l'hôte ont consisté à offrir soit des Orthoptères de taille, de forme, de couleur et d'espèces variées (voir § Spécificité) soit le Criquet égyptien à ses différents stades et artificiellement peint de diverses manières.

Ces hôtes ont été infestés. La Mouche ne présentant, *in vitro*, qu'une faible spécificité dans son comportement maternel, il ne m'a pas été possible d'analyser le rôle de l'odeur pas plus que celui de la forme, de la taille ou de la couleur dans la reconnaissance spécifique.

Le seul facteur qui se soit montré efficace a été le mouvement. Aucun hôte immobile, mort ou anesthésié, n'a été inspecté. Si l'on parvient à faire bouger le Criquet inerte, en tapotant le récipient, la Mouche lui saute dessus mais l'abandonne aussitôt. En revanche, l'infestation se produit au réveil.

γ. Adhérence des œufs.

L'œuf, dès qu'il entre en contact avec le corps de l'hôte, adhère à sa surface grâce à la substance collante différenciée par la partie ventrale du chorion.

Les forces de tension superficielle de cette matière happent et plaquent l'œuf, même lorsqu'il entre en contact par le côté ou l'extrémité, ce qui n'est pas exceptionnel. L'œuf bascule alors dans une direction variable en fonction des diverses forces qui s'exercent sur lui (vitesse, pesanteur, tension superficielle). Ceci explique que les œufs alignés n'ont pas tous leur grand axe confondu avec celui de la trajectoire mais peuvent au contraire accuser des angles divers d'inclinaison.

Certains œufs peuvent se chevaucher, d'autres être mal collés (voir p. 90).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI. — **Fréquence des divers nombres d'œufs déposés *in vitro* par une femelle lors d'une ovojection (chez un hôte larvaire)**

Nombre d'œufs déposés par hôte	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	25
Fréquence d'observation	16	20	32	12	23	19	13	15	8	8	11	4	4	5	6	4	2	3	2	2	2	1	2

TABLEAU VII. — **Relation entre le nombre moyen d'œufs déposés et la taille et l'espèce de l'hôte**

Espèce — Hôte	Stade de l'hôte	Longueur moyenne de l'hôte (en mm)	Nombre d'hôtes infestés	Nombre total d'œufs déposés	Nombre moyen d'œufs déposés par hôte
Pezotettix giornai	I–III	8–12	40	196	4,9
Anacridium aegyptium	I	8	57	397	6,9
Anacridium aegyptium	III–IV	12–20	25	263	10,5
Dociostaurus maroccanus	IV–nymphe	12–20	20	172	8,2
Anacridium aegyptium	Adulte	40–60	3	52	17,3

Source : MNHN, Paris

Tous les œufs alignés ont la même orientation alors que les larves ont souvent des orientations inverses, comme on peut le constater grâce aux pièces buccales des larves visibles à travers le chorion (voir p. 81).

δ. Nombre d'œufs déposés par une femelle sur le même hôte.

Que l'infestation s'effectue selon les modalités « en trajectoire » ou « en harcèlement » les œufs ne sont pas — ou exceptionnellement — déposés isolément.

Le Tableau VI donne les résultats du dénombrement de 1 517 œufs déposés *in vitro* sur 216 hôtes, d'espèce, de sexe et de taille différents. Le nombre d'œufs déposés au cours d'une ovojection varie de 1 à 25 et plus fréquemment de 1 à 11. Le mode est de 3.

La quantité d'œufs déposés au cours de chaque ponte peut être modifiée sous l'action de facteurs liés à l'hôte (espèce, taille, réactivité) et à l'état physiologique de la femelle (maturité, âge, rythme de ponte).

Au début de la période de ponte, les ovojections sont rares et les œufs déposés peu nombreux.

Les femelles ne pondent pas avec la même facilité sur les différentes espèces d'Orthoptères : à côté des hôtes bien acceptés, sur lesquels de nombreux œufs sont déposés, et à côté de ceux qui sont systématiquement refusés, il en est d'autres sur lesquels les Mouches pondent accidentellement et un nombre faible d'œufs (voir Section V).

Lorsque l'on ne considère que les divers hôtes bien acceptés ou le même hôte à ses différents stades, on constate que tout se passe comme si la femelle « dosait » le nombre d'œufs déposés en fonction de la taille de l'Orthoptère. Certes les facteurs qui agissent sur la quantité d'œufs émis sont trop nombreux à interférer pour que la relation taille-nombre d'œufs se vérifie toujours. Ainsi, dans une série de 40 expériences, des hôtes de taille sensiblement identique (larves I de Criquet égyptien âgées de 24 heures) ont reçu de 2 à 19 œufs. Mais cette relation se justifie nettement au niveau des moyennes. Le Tableau VII, établi sur 145 hôtes, met en évidence d'une part, l'influence de la taille sur le nombre moyen d'œufs déposés — nombre d'autant plus important que l'hôte est grand (exemple : *Anacridium aegyptium* à ses différents stades) — et d'autre part, l'influence de l'espèce — à taille à peu près identique l'hôte habituel reçoit une série d'œufs plus grande qu'un hôte accidentel.

La passivité de l'hôte favorise le dépôt d'une somme importante d'œufs. Ses réactions, en gênant l'infestation, peuvent en provoquer la diminution.

La quantité d'œufs émis dépend également du rythme de ponte. J'ai couramment constaté qu'après une période de rétention (repos nocturne, par exemple) la première ponte est plus importante que les suivantes. En général, on peut voir, au cours des pontes successives réalisées dans un bref laps de temps, diminuer progressivement le nombre d'œufs déposés.

Voici, à titre d'exemple, le nombre d'œufs placés, au cours d'une séquence de ponte, sur des hôtes de même espèce et de même taille :

Expériences 471 à 474 : 16, 11, 9, 5;
Expériences 483 à 486 : 13, 7, 6, 2;
Expériences 489 à 492 : 11, 4, 9, 3;
Expériences 493 à 497 : 8, 6, 7, 6, 2.

Il y a évidemment des exceptions, mais en moyenne la diminution du nombre d'œufs lors de pontes consécutives demeure valable.

ε. Lieu de dépôt des œufs.

Une étude portant sur la localisation de 1 606 œufs émis au laboratoire par *Ceracia mucronifera* sur des hôtes divers et résumée dans le Tableau VIII permet de dégager les remarques suivantes :

— les œufs peuvent être placés sur n'importe quelle partie du corps pourvu qu'elle ne soit pas trop protégée et si aucun œuf n'a été déposé sur la face ventrale du pronotum, par exemple, c'est uniquement parce que cette zone ne peut être atteinte du fait du mode de ponte « en balayage » de la femelle.

On ne note aucune finalité dans le choix du lieu de dépôt; ainsi le parasite, mis en présence d'un hôte adulte, pond sur les élytres des œufs qui sont condamnés à périr, aucune pénétration n'ayant été observée dans pareil cas;

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VIII. — **Nombre d'œufs déposés (A), mal collés (B), enlevés par réactions immédiates de l'hôte (C), non retrouvés sur l'exuvie (D) et constatés éclos sur l'exuvie (E)**

Lieu de dépôt des œufs	A	B	C	D	E
TÊTE :					
Vertex + occiput	26	3	–	13	3
Joues	62	1	2	19	22
Front	39	–	6	12	8
Yeux composés	50	8	–	14	12
Ocelles	2	–	–	–	–
Clypéus + labre	13	–	3	7	1
Mandibules	3	1	–	2	1
Mâchoires	1	–	–	–	1
Labium	1	–	–	–	–
Palpes	10	1	–	5	1
Antennes	15	–	1	8	3
TOTAL	222	14	12	80	52
Membrane collaire	6	1	1	4	–
THORAX :					
Prothorax	259	26	9	52	59
Mésothorax	95	7	1	19	18
Métanotum	41	2	1	5	10
Métapleures	22	–	–	4	1
Métasternum	43	7	–	8	4
TOTAL	458	42	11	88	92
PATTES :					
Pro :					
Hanche	19	–	–	4	5
Fémur	28	1	–	7	5
Tibia	11	–	–	2	6
Tarse	3	–	–	2	–
Méso :					
Hanche	22	–	–	4	9
Fémur	51	2	1	7	23
Tibia	22	1	–	5	5
Tarse	6	–	1	1	3
Méta :					
Hanche	15	–	–	5	2
Fémur	314	26	7	49	98
Tibia	108	22	4	25	17
Tarse	14	–	–	2	3
TOTAL	613	52	13	113	176
ABDOMEN :					
Segments I + II	89	3	1	27	15
— III + IV	78	3	5	25	8
— V + VI	62	1	5	18	14
— VII + VIII	42	–	1	10	3
— IX + X	22	2	–	10	3
Épi + paraproctes + cerques	14	–	–	1	4
TOTAL	307	9	12	91	47
TOTAL GÉNÉRAL	1.606	118	49	376	367

Source : MNHN, Paris

— l'emplacement de l'œuf paraît acquis fortuitement par la position de l'hôte au moment où le parasite le frappe. Comme aucune préférence ne se manifeste dans le choix des trajectoires d'attaque, une zone particulière du corps de l'hôte recevra un nombre d'œufs déterminé en fonction de sa plus ou moins grande exposition. Ainsi, le dépôt d'œufs sur la face sternale, notamment dans la zone médio-ventrale, est exceptionnel bien que non aberrant. Il se produit lorsque l'hôte est suffisamment grand (Criquet égyptien adulte) pour que la Mouche puisse, au hasard de ses attaques, lui passer sous le ventre ou lorsqu'au moment de l'attaque l'hôte se trouve incliné sur le côté. Inversement, le dépôt des œufs sur les parties latérales et dorsales du corps de l'hôte est extrêmement fréquent.

Pour une exposition identique, le nombre d'œufs déposés apparaît approximativement proportionnel à la surface de la partie du corps considérée. Si les surfaces comparées sont égales, le nombre se révèle sensiblement le même; ainsi la quantité d'œufs déposés sur la tête (222) est à peine inférieure à celle qui l'a été sur le pronotum (259) de surface et d'exposition relativement identiques [1]. En revanche, le ptérothorax et l'abdomen (d'hôtes larvaires, donc *sans ailes*) ont, proportionnellement à leur surface, reçu un nombre d'œufs nettement plus faible que le pronotum, étant partiellement protégés par les pattes, particulièrement les postérieures qui font harrière. Par contre coup, les pattes métathoraciques, malgré leur faible surface, reçoivent un nombre d'œufs élevé (plus de 450 dans nos observations, soit le 1/4 des œufs déposés — le métafémur à lui seul en a reçu plus de 300).

Il ne faut cependant pas conclure à un dépôt des œufs effectué strictement au hasard et si *C. mucronifera* donne cette impression, cela tient sans doute au fait que l'hôte de ce Tachinidé est larvaire et qu'en l'absence d'élytres toutes les régions du corps sont aptes à recevoir des œufs. Leur centrage s'effectue sur une vaste zone modale qui s'étend pratiquement aux régions dorso-latérales de la tête, du thorax et de l'abdomen; les pattes ne recevant un nombre élevé d'œufs que par suite de leur situation exposée.

ζ. Réactions de l'hôte.

Au moment de la mise en présence, les Criquets ne semhlent pas prêter attention au Diptère et la soudaineté de l'attaque est telle que je n'ai jamais observé un hôte s'y déroher.

En revanche, après l'attaque, les réscfions de l'hôte sont aussi rapides qu'énergiques. Le plus souvent il fuit par bonds puis frotte vigoureusement ses pattes postérieures contre son abdomen. Une fois, une violente ruade du Criquet atteignit le parasite et le tua sur le coup.

Les premières réscfions passées, l'animal cherche à enlever les œufs en se frottant plus méthodiquement. Il passe ses pattes antérieures sur sa tête et sur ses antennes, les pattes se nettoient réciproquement. Le thorax, y compris la partie dorsale du pronotum, et tout l'ahdomen sont « balayés » par les pattes. Nous verrons (p. 91) que ces réactions de nettoiement ne sont pas sans effet.

Quelquefois, lors d'attaques frontales, l'hôte régurgite.

b. *Observations dans la nature.*

Les modalités du comportement de ponte dans la nature peuvent plus ou moins se déduire de l'emplacement des œufs découverts sur les hôtes. Malheureusement, les seuls hôtes parasités que j'ai rencontrés étant des larves âgées ou des adultes, la plupart des œufs avaient disparu soit à la mue, soit, pour ceux déposés plusieurs mois plus tôt, à la suite d'actions physiques et mécaniques. Dans quelques cas, des œufs ont été retrouvés alignés ou se chevauchant, ce qui me conduit à penser que le comportement de ponte dans la nature ne doit pas différer foncièrement de ce qu'il a été ici et nous verrons (p. 101), par dissection des hôtes infestés sur le terrain, que le nombre de parasites héhergés ne s'écarte pas sensiblement de celui des œufs déposés sur les hôtes *in vitro*. Les quelques œufs relevés sur des hôtes capturés ne montrent pas de localisation différente de celle observée *in vitro* : 16 œufs étaient sur le pronotum, 6 sur les pleures thoraciques, 1 sur la tête et 1 sur la ptérothèque.

*
* *

1. Le rapport de la surfsce de la tête à celle du pronotum au stade III, approximativement calculé en assimilant ces parties à des figures géométriques classiques — tête = 1/2 sphère et pronotum = 2 trspèzes — est de 1,05, et le rapport des surfsces abdomen/pronotum est de 2,17.

Source : MNHN, Paris

Le comportement de ponte de *Ceracia mucronifera* est simple. On n'assiste à aucune manœuvre particulière d'approche de l'hôte. L'attaque est brève et le dépôt des œufs s'effectue selon un mode variable et, même lorsque les œufs sont alignés selon une trajectoire, aucune direction privilégiée ne se manifeste.

L'absence de caractère modal précis traduit une certaine labilité du comportement de ponte.

Les œufs sont déposés à peu près n'importe où et, si certaines parties du corps sont spécialement atteintes, cela tient davantage à leur exposition, facile d'accès, qu'à un mode particulier.

Il n'y a aucune relation entre le lieu de dépôt des œufs et les chances de succès qu'il offre pour la pénétration des larves.

La simplicité, la labilité, l'absence de finalité sont les caractères propres du comportement de ponte de *C. mucronifera* qui se révèle donc peu élaboré.

III. VIE PRÉIMAGINALE

La vie préimaginale comporte trois phases distinctes se déroulant dans trois milieux différents :

— la phase préparasitaire, qui se passe dans le milieu « surface de l'hôte » et comporte l'éclosion et la pénétration;

— la phase endoparasitaire durant laquelle le parasite larvaire se développe dans le milieu hôte;

— la phase post-parasitaire pendant laquelle le parasite mène une vie libre et directement soumise aux influences du milieu extérieur.

La première phase a été étudiée par l'observation directe du devenir des œufs déposés *in vitro*. Les deux autres phases, par l'observation et la dissection de 100 hôtes infestés dans la nature et hébergeant 1 639 parasites et surtout par la dissection, réalisée à des intervalles de temps réguliers après l'infestation au laboratoire, de 175 hôtes qui avaient reçu 542 parasites.

1. Phase préparasitaire.

Bien que la vie préimaginale débute avec le développement de l'œuf qui a lieu dans l'utérus maternel (voir Section II), je ne considérerai ici que les évènements qui se déroulent à partir du dépôt de l'œuf (c'est la phase paraxénique qui sera définie au Chap. VI), c'est-à-dire l'éclosion et la pénétration — qui constituent la phase préimaginale antérieure à l'établissement des rapports parasitaires s. st.

a. *Éclosion de l'œuf et pénétration.*

L'éclosion et la pénétration s'effectuent chez *Ceracia mucronifera* en une même opération, le tégument de l'hôte étant perforé à la suite du chorion comme il est de règle dans le cas des œufs indéhiscents collés sur le corps de l'hôte.

Sous ce rapport, *C. mucronifera* diffère de *Thrixion halidayanum* qui, selon PANTEL (1910 : 44), au lieu de pénétrer sur place, va chercher ailleurs, au moins exceptionnellement, un point d'entrée à sa convenance.

Je considérerai d'abord l'éclosion et la pénétration sous leurs divers aspects : description, durée, mécanisme, facteurs. J'étudierai ensuite les échecs qui peuvent se produire avant, comme pendant l'éclosion, par suite de causes diverses (non développement, perte d'œufs, etc.). Pour des raisons de commodité, j'envisagerai *tous* les échecs de l'œuf dont quelques-uns sont directement liés à la vie maternelle mais dont la majorité intéresse les processus de l'éclosion et de la pénétration.

α. Description.

La pénétration débute par le forage du tégument et s'achève lorsque la larve s'est introduite dans le corps de l'hôte.

Sitôt que l'œuf adhère au tégument, la larve commence à éroder la partie ventrale du chorion. Ses pièces buccales, inclinées à 45° de la verticale, sont animées de mouvements de « grattage » qui s'effectuent presque sur place par des allées et venues d'avant en arrière. Au bout d'un temps variable, les pièces buccales ne sont plus visibles, plus tard encore c'est la

Source : MNHN, Paris

larve elle-même qui ne l'est plus; puis l'œuf s'emplit d'hémolymphe de l'hôte. Cette montée de l'hémolymphe dans l'œuf éclos est bien visible chez les larves d'*Anacridium aegyptium* et *Pezotettix giornai* où elle est colorée en vert.

Si à ce stade on décolle l'œuf, on aperçoit presque à l'extrémité de sa face ventrale un orifice plus ou moins circulaire d'environ 180 μ. Sous cet orifice, correspond, au niveau du tégument, un puits vertical de même diamètre, quelquefois bordé par une zone concentrique décolorée. L'orifice du puits ne tarde pas à être obturé par un caillot cicatriciel de couleur marron.

J'ai constaté la réalité de la pénétration de deux manières. L'une, indirecte, a résidé en la recherche sur l'exuvie de l'hôte (la grande majorité ayant été infestée à l'état larvaire) des œufs qui ont éclos, et, en l'observation, sur l'exuvie vue par l'intérieur, du point précis du tégument qui a été perforé. L'autre, directe, a consisté à suivre *de visu* sous le stéréomicroscope la pénétration elle-même.

Les points de pénétration sont les plus divers ; sur la tête : à travers le front, les joues, le vertex, les yeux composés — où le trou s'étend sur plusieurs ommatidies — le clypéus, les palpes, les antennes, les paraglosses et même les mandibules; sur le thorax : à travers le pronotum, les pleures; sur les pattes : à travers tous les articles (coxa, fémur, tibia et même tarse); sur l'abdomen : à travers les tergites, les sternites, le tympan, la plaque sous-génitale. J'ai même observé l'éclosion d'un œuf déposé sur la carène supérieure, haute et mince, du métafémur, et n'adhérant que par son tiers antérieur, les deux tiers postérieurs dépassant le rebord étaient dans le vide.

β. Durée.

Il est malaisé de déterminer rigoureusement le moment où s'achève la pénétration de la larve, car ni la disparition de ses pièces buccales, jusque là visibles à travers le chorion, ni l'emplissage de l'œuf par l'hémolymphe, ne sont exactement synchrones de l'entrée de la larve dans le corps de l'hôte. Je situe ce terme à mi-temps de l'un et l'autre phénomènes. En conséquence, j'indique comme durée de pénétration le temps qui s'écoule entre la ponte et ce terme ainsi défini.

La durée de pénétration, comparée à celle des autres Diptères acridiophages (voir Chap. VI), est assez longue; par rapport à celle des autres Tachinaires (Herrebout 1966 : 350), elle est moyenne. Elle est éminemment variable en fonction du lieu de pénétration et de divers autres facteurs peu ou pas connus.

Voici, à titre d'exemple, quelques durées :

— à travers le VI^{e} tergite abdominal : 5 minutes,
— à travers la carène supérieure du métafémur : 27 minutes,
— à travers la face externe du métafémur : 28 minutes, 1 et 3 heures,
— à travers le métatibia : 1 heure 35 minutes,
— à travers le disque du pronotum : 4 heures.

Malgré cette longueur relative, la pénétration débutant tout de suite après le dépôt de l'œuf est achevée quelques heures après la ponte. De ce fait, les chances de pénétration de la larve demeurent importantes, bien que les œufs soient déposés sur des hôtes larvaires qui peuvent muer d'un instant à l'autre. De même, les réactions de l'hôte, les frottements mécaniques susceptibles d'enlever les œufs ne diminuent le degré d'infestation que dans la mesure où ils se produisent dans les premières heures qui suivent le dépôt.

γ. Mécanismes.

Par quels mécanismes les larves néonates parviennent-elles à percer le tégument dur et épais du pronotum ou de la capsule céphalique par exemple?

Le travail incessant de forage réalisé par les crochets buccaux constitue une action mécanique indéniable. Mais il est peu probable qu'elle soit seule à agir.

L'observation d'une zone concentrique décolorée autour du trou de pénétration de *Ceracia mucronifera* laisse présumer une modification de la structure du tégument. Cette observation rejoint celle de Pantel (1910 : 48) chez *Thrixion halidayanum*. Cet auteur invoque le ramollissement de la cuticule par action digestive des sucs salivaires qui, agissant simultanément, facilitent le travail mécanique. Cela reste à démontrer.

La larve néonate de *C. mucronifera* s'avère capable de perforer n'importe quel point du tégument de l'hôte larvaire. La pénétration peut également s'effectuer à travers le pronotum

Source : MNHN, Paris

de jeunes adultes; mais les larves néonates, issues d'œufs déposés sur celui plus induré des adultes de la vieille génération, ont été, pour la plupart, retrouvées mortes au fond d'un puits peu profond et inachevé, creusé dans le tégument.

δ. Facteurs.

Outre la dureté, l'épaisseur et plus généralement les propriétés mécaniques du tégument, d'autres facteurs interviennent dans la pénétration.

L'observation directe m'a permis de mettre en évidence la nécessité pour la larve de rencontrer d'emblée l'hémolymphe de l'hôte et de ne pas être mise en contact avec le milieu extérieur (différence avec *Thrixion halidayanum*). Ces deux facteurs impliquent que l'œuf :

1° Soit collé sur une partie du corps à irrigation sous-jacente suffisante. Quand une larve, en perçant le chorion, se trouve au contact d'une atmosphère sèche, elle périt. Ainsi s'explique l'échec à la pénétration des œufs adhérant mal. *In vitro* même les larves contenues dans des œufs placés en atmosphère humide sont mortes sans sortir, peu de temps après avoir percé le chorion.

2° Soit placé sur une surface suffisamment grande, plane et lisse pour permettre une adhérence correcte; cette condition avait déjà été remarquée par Dupuis (1963 : 256) chez les *Phasiinae*. En fait, l'exemple, que nous avons indiqué, d'un œuf uniquement collé par son tiers antérieur à une carène fémorale montre que ce qui importe dans la pénétration est l'adhérence correcte, non pas de l'œuf entier, mais de la région où la larve sortira.

b. *Les échecs de l'œuf.*

α. Non développement des œufs.

Je n'ai observé que dans deux circonstances des œufs qui ne se sont pas développés.

Certains œufs non incubés, exceptionnellement déposés par des femelles précocement sollicitées, ont pu se dessécher sans évoluer.

Un autre cas, non élucidé, est celui d'une femelle de la deuxième génération estivale, fécondée par un mâle de la première génération (tous deux à l'âge de la maturité sexuelle), qui déposa des œufs dont les uns étaient embryonnés les autres non.

Chez les autres femelles fécondées, je n'ai pas noté l'existence d'un pourcentage même faible d'œufs stériles.

β. Perte d'œufs.

La quantité d'œufs fertiles perdus avant l'éclosion est, chez *Ceracia mucronifera*, notable. Ces pertes, dont les causes sont multiples, peuvent se produire avant, pendant ou après le dépôt des œufs.

Quelques œufs manquent leur but au moment où la femelle cherche à les placer sur le corps de l'hôte et tombent sur le sol. Cela explique, à mon avis, le dépôt d'un œuf solitaire qui peut paraître aberrant au regard des modalités de ponte observées chez ce Diptère.

Un nombre non négligeable d'œufs sont perdus par suite d'une adhérence défectueuse tenant à deux causes principales. La première résulte du dépôt par la femelle d'œufs parfois anarchiquement collés entre eux et constituant des amas qui n'adhèrent pas et tombent plus ou moins rapidement. La deuxième réside dans une mauvaise adhérence « proprement dite » des œufs déposés sur le corps de l'hôte : œufs collés par la tranche ou à l'envers. *In vitro*, 118 sur 1 300 œufs, soit près de 10 %, ont été mal fixés (colonne B du Tableau VIII). Les œufs mal collés se rencontrent partout. Le pronotum et les métafémurs en ont reçu un nombre important mais normalement proportionnel au nombre total d'œufs déposés dans ces régions. Sur le métatibia, en revanche, plus de 20 % ont été mal collés.

Les défectuosités de collage se rattachent à deux causes essentielles ; la première est liée à l'inaptitude du tégument de certaines régions à assurer une adhérence correcte de l'œuf : surfaces trop faibles ou insuffisamment planes pour contenir intégralement la face de fixation de l'œuf (œuf collé en travers des articles de l'antenne, des palpes, des tarses, sur les paraproctes, les cerques ou sur des carènes diverses), sclérites contigus sur lesquels les œufs sont déposés en équilibre ou à cheval (deux tergites abdominaux consécutifs par exemple), zones dont la rugosité, la pilosité ou tout autre micro- ou macrosculpture s'opposent à une adhérence normale (épine du tibia, pilosité du pronotum et des pleures de l'adulte, etc.); la deuxième cause, la plus importante, est à rechercher dans le comportement maternel de ponte : la plupart des aberrations de collage résultent d'une mauvaise présentation des œufs au moment de leur

Source : MNHN, Paris

dépôt (œufs collés par la tranche ou à l'envers) ou de leur agglomération en paquet au sortir de l'oviscapte.

Aucune larve contenue dans les œufs dont la face plane n'était pas en contact avec le tégument n'a éclos. Celles contenues dans les œufs déposés en paquet n'y sont pas parvenues davantage. Si, cependant, l'un des œufs du paquet adhère normalement à l'hôte, la larve pourra pénétrer. J'ai constaté l'éclosion d'un œuf dont la face adhérente était collée sur un autre œuf; la larve après avoir percé les chorions s'introduisit à l'intérieur de l'œuf sous-jacent dans lequel deux larves furent trouvées mortes.

Les œufs adhérant correctement peuvent être éliminés par suite d'actions mécaniques ou physiques accidentelles : frottement contre un support, décollement par l'eau (vérifié *in vitro*), etc. Si de telles actions peuvent expliquer la disparition de la plupart des œufs pondus sur des hôtes adultes en août-septembre et récoltés au printemps suivant, elles ne sauraient être invoquées comme un facteur responsable de la perte des œufs avant l'éclosion.

Il n'en est pas de même des actions mécaniques ou physiques résultant des réactions de l'hôte dont j'ai étudié l'influence dans l'élimination des œufs, par l'observation directe.

La régurgitation n'a de conséquence que si le liquide vient au contact d'un œuf. Dans ce cas, il peut soit le décoller, soit l'engluer, ce qui s'oppose à l'éclosion. Les œufs exposés à cette réaction sont évidemment ceux placés à proximité de la bouche : sur le labre, le clypéus, les palpes, etc. et quelquefois aussi les pattes antérieures qui au cours de leurs mouvements peuvent venir au contact du liquide régurgité.

Les frottements exercés sur les diverses régions du corps par les pattes sont plus efficaces. Ces frottements peuvent être accidentels et résulter de contacts entre différentes parties du corps. Mais ce sont souvent des actions réflexes qui apparaissent quelques secondes après l'infestation : l'animal « frotte » avec ses pattes la zone du dépôt des œufs. Les régions vulnérables aux frottements sont représentées par presque toutes les parties de la tête, les parties latérales du pronotum, les parties distales des pattes et de l'abdomen. Les régions difficiles à atteindre correspondent au ptérothorax, aux parties proximales des pattes en particulier des métafémurs, aux régions antéro-latérales de l'abdomen.

Les résultats des réactions de l'hôte sont divers. L'œuf peut être éliminé et comme les réactions se produisent tout de suite après la ponte, il l'est avant que la larve ait pu pénétrer.

Mais il est des cas où la réaction de l'hôte ne provoque pas l'élimination des œufs. Ainsi lorsque le cément de collage est encore frais, l'œuf peut n'être que déplacé : simple glissement d'un sclérite à un autre, ou transport d'une partie du corps à une autre. Dans certains cas même, les réactions de l'hôte aboutissent à la récupération d'œufs mal collés, les mouvements de frottement pouvant provoquer leur adhérence correcte.

En pratique, les réactions de l'hôte se traduisent surtout par l'élimination des œufs mais les observations directes ne m'ont pas permis de chiffrer le pourcentage de ces pertes. Pour les évaluer, j'ai comparé la position et le nombre des œufs pondus sur l'hôte larvaire avec ceux des œufs retrouvés sur l'exuvie après la première mue [1]. La colonne D du Tableau VIII recense 376 œufs éliminés. La comparaison des chiffres qui y sont indiqués avec ceux relatifs aux œufs déposés sur les diverses régions du corps permet d'estimer le pourcentage d'œufs décollés et par suite la vulnérabilité des diverses régions du corps de l'hôte. En moyenne 25 % des œufs pondus n'ont pas été retrouvés. La région la plus vulnérable semble être la tête où 36 % des œufs ont disparu puis l'abdomen (29 %) [2], le thorax (20 %) et les pattes (18 %).

γ. Échecs à la pénétration.

Étant donné le mode de ponte qui aboutit à une distribution des œufs sur toutes les parties du corps de l'hôte, il était intéressant de savoir, pour les œufs correctement collés, s'il pouvait exister une relation entre le lieu de ponte et les chances du succès de pénétration de la larve.

L'observation directe, forcément limitée, nous a montré qu'en dehors de certains téguments trop durs (pronotum, pleurites indurés des vieux adultes) ou à irrigation sous-jacente insuffisante (élytres) il n'existait pas d'impossibilité à l'éclosion et à la pénétration des larves quel que soit le lieu de dépôt des œufs.

1. Un tel procédé ne peut évidemment pas nous renseigner sur le moment de l'élimination et, par suite, sur l'efficacité réelle de la réaction; de plus, un certain nombre d'œufs ont pu être arrachés par des frottements autres que ceux provoqués par l'hôte.

2. Voir la note p. 92.

Source : MNHN, Paris

Le recensement de 367 œufs retrouvés éclos sur les exuvies des hôtes [1], confirmant l'observation directe, montre que l'éclosion de l'œuf et la pénétration larvaire peuvent s'effectuer partout (le Tableau VIII, colonne E, donne une idée de la diversité de ces lieux) et qu'il n'existe pas, chez l'hôte larvaire, de zone privilégiée à travers laquelle les chances de succès de la pénétration sont plus grandes.

2. Phase endoparasitaire.

La phase endoparasitaire, qui se déroule dans le milieu intérieur de l'hôte, débute dès la pénétration de la larve et s'achève avec sa sortie.

a. *Biologie des larves à leur différents stades.*

α. La larve au stade I.

1° Déplacements et localisation. — Les dissections des hôtes infestés montrent que les larves I, une fois pénétrées, vivent librement et se rencontrent un peu partout dans le corps de l'hôte, notamment dans la cavité thoraco-abdominale (218 sur 281 larves I vivantes répertoriées).

Si l'on considère que plus du tiers des œufs ont été déposés sur les pattes, on est obligatoirement conduit à admettre l'existence d'un déplacement des larves I des appendices vers la cavité thoraco-abdominale. Je n'ai d'ailleurs jamais rencontré à l'intérieur des pattes ni larves âgées ni exuvies I (à l'exception d'une seule).

Ceracia mucronifera est, à ce point de vue, intéressant, les Tachinidés déposant les œufs sur les pattes de l'hôte étant assez rares. Ce sont, par exemple, *Tricholyga major* B.B. (cf. Pantel, 1910 : 43) et l'acridiophage *Phorocerosoma forte* (cf. Iwata & Nagatomi 1954 : 26).

L'observation directe de ces déplacements a été d'autant plus instructive que le lieu de dépôt de l'œuf était éloigné du thorax et de l'abdomen de l'hôte. J'ai disséqué à des intervalles de temps réguliers après l'infestation des hôtes sur lesquels avait été déposé un œuf, ou un petit nombre d'œufs, et dont un au moins l'avait été sur les appendices. La migration vers le thorax est constatée lorsque l'on ne retrouve plus la larve dans la patte ou que l'on en découvre un nombre inférieur à celui des œufs éclos déposés sur elle. La migration des larves vers le thorax a, en outre, été suivie *de visu*, par transparence, pour celles nombreuses qui ont pénétré à travers des métafémurs que j'avais isolés en provoquant l'autotomie de la patte.

Par ces deux méthodes, j'ai estimé la durée du déplacement qui s'effectue avec des vitesses extrêmement variables. Parfois la migration est achevée en quelques heures (le minimum observé fut de 3 h. 30 mn). Une heure après la ponte, j'ai rencontré des larves dans la métacoxa, ce qui montre que le franchissement de l'articulation coxo-pleurale nécessite un temps assez long. Parfois, la migration n'est pas terminée au bout de plusieurs jours (8, 10 et même 12 jours après la ponte) ; exceptionnellement, elle n'a pas lieu et les larves I demeurent dans le fémur jusqu'à leur mort comme en témoigne la présence de leur cadavre.

J'ai également constaté la réalité de la migration à partir des métatarses, des tibias (pro-, méso- et métathoraciques) et des fémurs (pro- et mésothoraciques) vers le thorax. Le passage de la larve d'un article à l'autre ne s'effectue pas toujours avec le même succès. Si le passage des fémurs vers la cavité thoraco-abdominale ne semble pas se heurter à de grandes difficultés, on ne saurait en dire autant de celui des tarses vers les tibias et des tibias vers les fémurs. Quelques cas de réussite ont été notés, mais les échecs ne sont pas rares. Sur le tibia, en particulier, l'éclosion et la pénétration s'effectuent correctement mais la larve parvenue à l'intérieur semble éprouver quelques difficultés à avancer comme l'indique la lenteur avec laquelle elle le fait. Dans un cas, il n'a pas fallu moins de 20 heures à la larve pour parcourir 5 mm. Mais l'obstacle le plus grand réside dans le franchissement de l'articulation tibio-fémorale. C'est, en effet, à ce niveau que l'on retrouve beaucoup de larves vivantes plusieurs jours après le dépôt des œufs sur le tibia et également des larves mortes.

Il m'a également été donné d'observer indirectement, à plusieurs reprises, des déplacements de la cavité thoraco-abdominale vers les appendices. Des pattes, sur lesquelles aucun œuf n'avait été déposé, contenaient une ou plusieurs larves I, ou bien le nombre de larves contenues

1. Ce procédé qui ne considère que la pénétration en elle-même, sans tenir compte du devenir des larves, donne des résultats partiellement faussés par la disparition d'œufs ayant pu survenir avant ou après l'éclosion sous l'influence d'actions diverses. Par exemple, les œufs déposés sur la partie dorsale de l'abdomen éclosent très bien, mais tombent souvent à la mue par suite du plissage du tégument à ce niveau.

Source : MNHN, Paris

dans l'appendice était supérieur à celui des œufs pondus dessus. J'ai ainsi noté des migrations des larves 1 de la cavité thoraco-abdominale vers les pro-, les méso- et les métafémurs (plus de 10 cas), et jusque dans les protibias (3 cas).

Ces déplacements dans le sens cavité thoraco-abdominale/pattes laissent supposer que les larves 1 effectueraient des déplacements en tout sens et si la migration des appendices vers la cavité générale est considérablement plus fréquente que celle en sens inverse, c'est peut-être parce qu'il est — dans le cas de déplacements non orientés — plus facile de sortir d'un appendice que d'y entrer. L'absence de sens privilégié dans les déplacements apparaît également dans le fait que l'on peut rencontrer des larves, à l'intérieur des appendices, orientées à l'opposé du thorax.

Il serait cependant excessif de penser que les déplacements sont totalement voués au hasard. Les migrations en tout sens, limitées en nombre, le sont également dans le temps. Toutes les larves 1 finissent pas se rassembler dans la cavité générale du thorax, de l'abdomen et de la tête. Celles demeurées dans les appendices périssent sans se développer. Il est possible qu'elles soient guidées dans leurs déplacements par des gradients chimiques. On peut également supposer que lorsqu'une larve atteint une certaine taille, elle doit sortir de l'appendice, faute de quoi elle meurt; elle ne peut plus y retourner ensuite; sa taille ayant, entre temps, augmenté s'oppose au franchissement de l'articulation coxale.

Une fois parvenues dans la cavité thoraco-abdominale, les larves reposent sur le tissu conjonctivo-adipeux ventral, elles se glissent parfois sous ce feuillet ou entre les ovarioles, les tubes de Malpighi, les muscles thoraciques, contre le tube digestif, autour de l'œsophage, au fond de l'abdomen comme dans la capsule céphalique. Il est rare de les observer à l'intérieur d'un organe; les seules larves apparues dans une telle situation furent celles qui, après avoir perforé la membrane péritonéale, s'insinuèrent entre les tubes séminifères du testicule. Je ne les ai presque jamais rencontrées dans le sinus péricardique. Cependant, lorsque les hôtes hébergent un nombre élevé de parasites, ces derniers envahissent tous les espaces libres, y compris le sinus dorsal, ce fut le cas d'un hôte ayant hébergé 82 larves.

2° *Durée de vie.* — Elle a été établie par dissection des hôtes effectuée journellement après l'infestation (voir Tableau IX).

Pour les générations estivales, la durée de vie de la larve 1 la plus brève — temps écoulé depuis l'infestation à l'apparition des larves I présentant les pièces buccales des stades 1 et II ou des larves II — a été de 6 jours. La longévité maximale fut de 18 jours, mais dans ces cas extrêmes il est difficile de savoir s'il s'agit de larves saines ou débiles et en état de survie. Des larves 1 furent, en effet, observées vivantes 20 jours et même 25 jours après la pénétration mais elles présentaient des cicatrices accusant les traumatismes reçus.

La durée moyenne de la vie de la larve 1 se déduit du Tableau IX. Jusqu'au 5e jour inclus, les dissections révèlent uniquement des larves I. Du 6e au 9e jour inclus, 80 % des larves recueillies sont au stade 1. Du 9e au 12e jour, 50 % des larves ont subi leur première mue. Au-delà du 12e jour, 75 % des larves sont au stade II. On peut donc reconnaître comme valeur moyenne de la durée de vie des larves I le chiffre de 9 à 12 jours, ce qui représente, comme nous le verrons, plus de la moitié de la durée totale de la vie endoparasitaire.

La longévité de la larve I hivernante est considérablement plus longue; du début septembre jusqu'au mois de mai, la vie de cette larve s'étend sur 8 à 9 mois.

3° *Nutrition et croissance.* — Le tube digestif, d'abord transparent, devient jaune dès l'âge de 2 jours; aucune lésion macroscopique n'est visible chez l'hôte quel que soit le nombre de parasites hébergés; le régime est essentiellement hématophage.

Les larves I n'ont pas toutes la même vitesse de croissance. Les différentes larves issues d'une même infestation, même si elles sont peu nombreuses, n'ont pas toutes une longueur identique. En portant sur un graphique les coordonnées longueur-temps mesurées lors des dissections, j'ai pu voir que tous les points se groupent autour d'une ligne droite qui représente l'accroissement linéaire moyen. Ce dernier est de l'ordre du demi-millimètre par jour. La larve multiplie plus de dix fois sa taille initiale qui passe de 0,4-0,5 mm à 5-6 mm. L'accroissement relatif [1] de l'ordre de 10 à 12 est important.

4° *Besoins et exigences particuliers.* — Les larves 1 de *Ceracia mucronifera* ne peuvent être considérées comme un stade transitoire assurant simplement la pénétration. Leur longévité, leur croissance importante témoignent d'une vie endoparasitaire active.

1. Défini au Chapitre II, Section VI.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU IX. — **Établissement de la durée du cycle larvaire par dissections des hôtes réalisées de 24 en 24 heures après l'infestation (sur 174 hôtes, soit 540 parasites)**

	Délai d'infestation au moment de la dissection (en jours)																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Nombre de dissections.....	5	6	5	8	5	5	11	10	9	7	11	11	13	12	11	8	9	12	5	5	1	–	–	2	1	2
Nombre de larves I.....	24	27	18	26	18	12	24	22	22	8	16	15	9	8	6	9	3	13	8	3	–	–	–	–	1	–
Nombre de larves I-II.....	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Nombre de larves II libres	–	–	–	–	–	3	1	2	1	2	2	1	2	3	2	5	7	5	–	3	–	–	–	1	–	–
Nombre de larves II fixées	–	–	–	–	–	–	8	1	–	4	2	3	4	3	1	1	2	–	–	1	–	–	–	–	4	–
Nombre de larves III.....	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	4	2	12	3	–	8	9	1	10	–	–	–	11	6	–
Nombre de pupes.....	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	8	3	22	10	14	10	7	22	7	4	–	–	–	2	2	–
Apparition des imagos	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	*	*	*	*

Source : MNHN, Paris

En dépit de l'absence de localisation nette et de fixation, les larves I montrent des exigences précises qui doivent traduire des besoins déterminés, encore inconnus.

Deux observations étayent cette opinion. La première repose sur la constatation, faite à maintes reprises, d'une vitesse de croissance plus faible chez les larves I demeurées dans les pattes par rapport à celle des larves I de même âge, localisées dans la cavité thoraco-abdominale. L'absence ou la déficience de certains éléments nutritifs dans les pattes (corps gras, hémolymphe, oxygène ?) pourraient expliquer bien des aspects de la vie larvaire de ce parasite tels le ralentissement de la croissance des larves localisées en ce lieu, la mort de celles qui y demeurent, la migration des larves des appendices vers la cavité thoraco-abdominale. Cette observation représente en tout cas un des motifs (autre que le surparasitisme) qui explique le retard de croissance de certaines larves provenant de l'unique infestation d'un hôte.

Les exigences larvaires apparaissent en second dans les échecs de la grande majorité des expériences de transplantation des larves I quel que soit l'hôte utilisé (voir Section V, § 2*b*).

5° *Mue.* — L'examen des larves I en train de muer — c'est-à-dire des larves présentant la superposition des structures des crochets buccaux propres aux deux stades — a montré que la formation des stigmates précède l'apparition des ébauches des pièces buccales du stade II.

Au moment de la mue, le tégument exuvial, auquel restent attachées les pièces buccales, et les stigmates postérieurs sont rejetés séparément.

L'étude de la répartition de 300 exuvies dont 200 provenant d'hôtes larvaires et 100 d'hôtes adultes permet de se faire une idée de la localisation de la larve au moment de la mue (voir Tableau X).

TABLEAU X. — **Localisation des exuvies I**

Emplacement des exuvies			Tête	Cou	Pattes	Thorax	Abdomen		
							Antérieur	Moyen	Postérieur
Nombre d'exuvies répertoriées	Chez l'hôte adulte	En valeur absolue	15	1	1	48	9	27	99
		En %	7,5	0,5	0,5	24	67,5		
	Chez l'hôte larvaire	En valeur absolue	2	0	0	20	15	36	27
		En %	2			20	78		

Plus de 90 % des exuvies reposent dans la cavité thoraco-abdominale. Nous retrouvons ici la preuve de la migration des larves vers cette région où elles sont presque toutes parvenues au moment de la mue. La présence d'exuvies dans la tête n'est pas rare, tandis que dans les pattes, elle est exceptionnelle.

Dans la cavité thoraco-abdominale les exuvies se trouvent dans les diverses parties de l'hémocœle, adhérant parfois au corps gras, au tube digestif, aux tubes de Malpighi. Dans la plupart des cas elles sont éloignées du siphon respiratoire et, si quelquefois elles se trouvent à proximité, elles n'y sont jamais incorporées.

Ces indications sur la localisation des exuvies sont cependant relatives. Il n'est pas certain que les exuvies ne subissent pas, à l'intérieur du corps de l'hôte, des déplacements dus aux courants hémolymphatiques, aux mouvements des viscères et des larves elles-mêmes. Cette hypothèse semble corrohorée par la concentration des larves mortes et des exuvies à l'extrémité postérieure de l'abdomen. Cela paraît nettement chez les individus à petit abdomen, tels les hôtes larvaires (stades I à III) où le nombre d'exuvies accumulées au fond de l'abdomen

Source . MNHN, Paris

atteint 50 % du nombre total contre 27 % seulement chez l'hôte adulte dont l'abdomen est vaste.

β. La larve au stade II.

1° *Mode de vie et localisation.* — Après la mue, la larve du deuxième âge demeure libre pendant un certain temps, comme j'ai pu le constater *de visu* (les larves I en train de muer sont toujours libres, les larves II quelquefois, les larves I ne sont jamais attachées aux trachées de l'hôte).

La larve II, au cours de sa période de vie libre, n'a pas de localisation précise. Toutefois je n'en ai jamais observé dans les pattes de l'hôte. On peut en rencontrer dans la capsule céphalique mais c'est généralement dans le thorax et l'abdomen qu'on les trouve, sur ou sous les feuillets du corps gras. Exceptionnellement, on peut voir une larve II insinuée entre les muscles, les tubes séminifères ou les ovarioles.

Au bout d'un temps assez bref, la larve II se trouve fixée par ses stigmates postérieurs sur une trachée de l'hôte, par l'intermédiaire d'un siphon respiratoire (« entonnoir secondaire » de Pantel). Les larves sont alors localisées au voisinage des lieux de fixation du siphon que nous étudierons plus loin (voir p. 97).

2° *Durée de vie.* — La dissection quotidienne d'hôtes infestés à date connue ne permet plus de définir la durée de vie de la larve II avec autant de précision que pour le stade précédent. Les rares larves I-II (avec superposition des pièces buccales I et II) et les premières larves II libres apparaissent le 6e jour après la ponte, les premières larves II fixées le 7e jour et dès le 10e jour des larves III et même des pupes peuvent être aperçues. Comme la larve I vit 9 à 12 jours et davantage, il n'y a rien de surprenant à rencontrer des larves II jusque vers le 18e jour et au-delà. Il faut reconnaître une plus grande brièveté à la vie de ce stade, 2-3 jours tout au plus. Cette faible longévité est confirmée par la rareté des larves II.

3° *Nutrition et croissance.* — En utilisant les mêmes critères que précédemment (couleur du tube digestif de la larve parasite et lésions visibles sur les organes de l'hôte), on peut penser que le régime est plasmo-stéatophage.

En dépit de la fixation de la larve qui limite, dans une certaine mesure, les tissus susceptibles d'être atteints, aucune lésion macroscopique n'est visible. Mais le tube digestif de la larve est déjà empli d'une substance assez épaisse et dont la couleur jaune rappelle celle du corps gras de l'hôte. Cette substance commence à être rejetée et à s'accumuler sur le pourtour du siphon, notamment à proximité de l'anus.

La larve s'allonge mais s'épaissit surtout et accumule des réserves qui constituent les lobules blanchâtres et vacuolaires du corps gras péri-intestinal.

4° *La mue.* — La mue n'a été observée qu'assez rarement. Elle se produit sans rupture de la connexion avec le siphon respiratoire. On assiste à la différenciation progressive, chez la larve II âgée, des ébauches des stigmates puis des pièces buccales.

L'exuvie est rejetée ultérieurement en deux morceaux, l'antérieur qui comprend le tégument exuvial et les pièces buccales se retrouve adhérant à la face externe du siphon, le postérieur, réduit aux stigmates, tombe dans la lumière du siphon et est visible contre sa face interne (fig. 29).

γ. La larve au stade III.

Le stade III succède au stade II sans qu'il y ait déplacement.

La durée de ce stade est aussi difficile à déterminer avec précision que celle du précédent. Je l'estime (voir Tableau IX) à 2 à 5 jours en moyenne, ce qui est bref.

La larve III parachève la croissance. Elle s'allonge et s'élargit, atteignant 10 mm de long et 3,5 mm de diamètre.

Les tubercules stigmatiques terminaux constitués dès la mue se sclérifient progressivement, comme on peut le constater en sortant de leur siphon des larves III de divers âges.

La nutrition larvaire s'intensifie. Le régime devient nettement stéatophage puis sarcophage. Le prélèvement nutritionnel est limité aux organes environnant la tête de la larve et s'effectue aux dépens du corps gras, de l'hypoderme et de la musculature. La sarcophagie se traduit par une intensification du dépôt des déjections de couleur jaune orangé *tout autour du siphon* respiratoire. Cette localisation originale mérite d'être soulignée. Il n'y a pas, ici et au moment de la sortie de la larve, dispersion des cordons de déjection à travers tout le corps de

Source : MNHN, Paris

l'hôte, comme cela est chez d'autres Tachinidés (voir Chap. VI). L'élimination de ces déjections par l'anus, qui s'ouvre en lisière du siphon, débute durant la vie de la larve II et se poursuit durant celle de la larve III. C'est là un phénomène commun aux *Acemyiina* et que j'ai étudié en détail chez *Acemyia acuticornis* (voir p. 117).

A la fin du stade III, la larve abandonne le siphon respiratoire et demeure libre à l'intérieur de l'hôte pour quelques heures, avant de s'échapper à l'extérieur. Pendant cette période elle se voit indifféremment dans l'abdomen, le thorax ou la cavité céphalique.

h. *Aspects globaux et particularités de la vie endoparasitaire.*

α. Durée totale et étalement du développement larvaire.

Pour les générations estivales, au laboratoire, la durée totale du développement larvaire, qui va de la date d'infestation à celle de la sortie des larves mûres, apparaît éminemment variable, même dans des conditions d'élevage similaires, chez des individus de même âge et appartenant à l'espèce hôte habituelle. Ainsi, certaines larves ont pu accomplir leur développement complet en 10 jours, d'autres en 25 jours. En moyenne, la durée de la vie endoparasitaire a été de 12 à 16 jours.

Par ailleurs, l'existence d'un décalage dans le développement des diverses larves issues d'œufs pondus sur un hôte, au même moment par la femelle, est fréquemment apparue à la dissection. Dans les cas extrêmes, une larve peut atteindre la maturité et quitter l'hôte, alors que d'autres sont encore au stade I. Les raisons de cette absence de synchronisme dans le développement larvaire sont mal connues. La pénétration ayant lieu à peu près en même temps pour toutes les larves néonates, les décalages dans le développement ne peuvent résulter que d'une différence de vitesse de croissance. Le surparasitisme, qui, dans certains cas, peut être invoqué avec certitude (voir p. 100-03), ne paraît pouvoir être mis en cause pour expliquer les disparités d'âge observées quand il y a 2 ou 3 larves dans un hôte qui peut en héberger bien davantage. Les différences de croissance constatées chez des larves diversement situées (dans les pattes et la cavité thoraco-abdominale) laissent supposer une influence de la localisation, c'est-à-dire des caractéristiques physiologiques propres à chaque région du corps de l'hôte. En dehors de ces cas particuliers, j'ignore les raisons de la croissance rapide d'une partie des larves hébergées par le même hôte.

β. Fixation et siphonogenèse.

La formation d'un siphon est un des aspecta obligatoires de la vie endoparasitaire de ce Diptère, comme chez la plupart des autres Tachinidés.

Chez *Ceracia mucronifera*, c'est la larve II qui assure la fixation sur les trachées de l'hôte. La siphonogenèse débute durant la vie de cette larve et se poursuit durant celle de la larve III. Mais ici, à l'inverse de ce que l'on observe chez les hôtes de *Phasiinae* par exemple (Dupuis, 1963 : 332-333), l'édification du siphon se produit indépendamment du stade de l'hôte : elle a lieu aussi bien chez l'hôte larvaire que chez l'hôte adulte.

L'acte de fixation a été rarement observé. J'ai vu quelques jeunes larves II, la partie postérieure du corps enchâssée dans une dépression creusée au sein des tissus — plus ou moins tassés — de l'hôte, au fond desquelles passait une trachée non encore perforée. En revanche, je n'ai jamais rencontré de larve I ou II séjournant dans les lumières trachéennes ou s'attaquant aux trachées à l'aide de leurs crochets buccaux. Ces observations laissent supposer que la larve ouvre son pore respiratoire par un mouvement de recul et à l'aide de la partie postérieure de son corps, selon un mode assez général chez les Tachinidés (voir Chap. VI).

Le siphon sensiblement identique à celui d'*Acemyia acuticornis* forme un cône relativement court (le rapport diamètre moyen/longueur est à peine supérieur à 2) et évasé (fig. 29). A la base, un orifice très petit (environ 60 μ), dont le bord est « mélanisé », représente le point d'abouchement avec la trachée. L'ouverture distale légèrement hétérostome est bordée d'abondants élémenta excrémentiels jaune-orangé. La paroi, épaisse, cohérente, striée concentriquement est homogène de la base au sommet; le proximum est, tout au plus, rembruni et le distum clair et dilacérable.

1° *Lieu de fixation chez l'hôte larvaire.* — Chez les hôtes larvaires, l'insertion du siphon respiratoire se fait sur les trachées mais il m'a été donné d'observer quelques cas d'adhésion tégumentaire.

Une étude portant sur 262 cas a montré que, chez l'hôte larvaire, les siphons peuvent se former sur toutes les trachées, grandes ou petites, situées dans les régions du cou, du thorax

Source : MNHN, Paris

et de l'abdomen. Cependant la fixation se produit généralement sur les gros troncs trachéens, au voisinage des stigmates dont ils sont issus. Les troncs les plus fréquentés sont ceux débouchant aux stigmates pro-mésothoraciques (127 cas, soit plus de 50 % des observations), aux stigmates tympaniques (premiers abdominaux) [11 %] et aux deuxièmes stigmates abdominaux (8 %). Des siphons, en nombre moindre, s'attachent sur à peu près toutes les trachées abdominales. L'abouchement a lieu sur les deux troncs longitudinaux ou sur les courts troncs transversaux qui les réunissent aux stigmates. Les trachées du cou, du tube digestif comme celles issues du stigmate métathoracique peuvent être exceptionnellement utilisées.

Il semble que l'on puisse reconnaître l'existence de rapports entre le lieu d'ouverture d'un siphon d'une part, le nombre des parasites et la taille de l'hôte d'autre part.

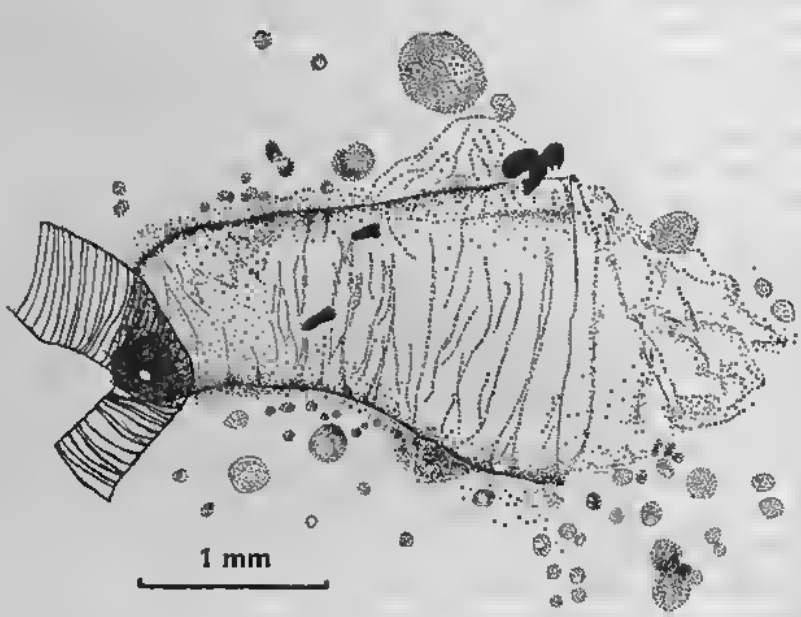

FIG. 29. — Siphon respiratoire trachéen de *Ceracia mucronifera*; noter l'ouverture sur la trachée, les pièces buccales (sur le bord) et les stigmates (à l'intérieur) de l'exuvie de la larve II, les vestiges des éléments excrémentiels.

Quelle que soit la taille de l'hôte, lorsqu'il n'héberge qu'un seul parasite, ce dernier s'établit généralement sur la trachée issue d'un des deux stigmates pro-mésothoraciques. Lorsqu'il y a deux parasites, ils sont rattachés aux deux trachées issues des stigmates pro-mésothoraciques droit et gauche. Au fur et à mesure que le nombre de parasites augmente, les autres trachées sont alors employées les unes après les autres : d'abord celles issues des stigmates tympaniques, puis celles des autres stigmates abdominaux antérieurs. Un exemple démonstratif est celui des hôtes hébergeant six parasites où l'on voit les larves attachées sur les trachées issues des deux stigmates pro-mésothoraciques, des deux stigmates tympaniques et de deux autres stigmates abdominaux antérieurs (les seconds ou les troisièmes). Lorsque les larves cohabitent en nombre, certaines trachées, qui ne sont pas utilisées habituellement, reçoivent à leur tour leur siphon. C'est le cas des trachéoles de la musculature thoracique, du tube digestif, des organes génitaux, etc. Il n'est pas rare dans une telle situation de voir deux ou trois siphons adhérer côte à côte, parfois au même point, sur la même trachée. Les trachées issues des stigmates pro-mésothoraciques et tympaniques reçoivent la plus grande partie de ces siphons juxtaposés.

Un gradient préférentiel se manifeste dans le choix des trachées. Cela montre que, chez l'hôte larvaire, la fixation modale est celle qui a lieu sur les troncs trachéens pro-mésothoraciques et que le surparatisme est responsable des dérogations.

Ce mode de répartition n'est évidemment pas absolu; en particulier, on a parfois l'impression, lorsque l'espace vital est limité (petite taille de l'hôte), que tout se passe comme si les larves tendaient à s'éloigner les unes des autres. Ainsi chez les petits hôtes, au premier ou au deuxième stade larvaire hébergeant quatre parasites, deux sont souvent attachés sur les

Source : MNHN, Paris

trachées issues des stigmates pro-mésothoraciques et les deux autres localisés à l'extrémité postérieure de l'abdomen.

Sur les 262 siphons répertoriés chez les hôtes larvaires, 11 s'ouvraient à l'extérieur, directement à travers le tégument. Malgré leur rareté, ces cas méritent attention. Il y a là, à première vue, une exception à la règle, jusqu'ici toujours confirmée, selon laquelle les larves d'*Acemyiina* se fixent uniquement sur des trachées, ou plus généralement encore, à la règle qui veut qu'une espèce ait toujours des siphons de même type.

L'ouverture tégumentaire du siphon respiratoire a été notée trois fois dans les parties dorsales ou latérales de la membrane collaire et trois fois dans la membrane mésothoracique. Dans les autres cas (pores ouverts à travers la membrane articulaire mésocoxale, les membranes pleurales abdominales au niveau des segments IV, V-VI, VII-VIII et la membrane unissant les paraproctes à la plaque sous-génitale) les observations ont été isolées.

L'étude détaillée de ces cas, seulement rencontrés en laboratoire, conduit aux remarques suivantes :

— la fixation tégumentaire s'est produite exceptionnellement et uniquement chez des hôtes de petite taille (larve 1 ou II d'*Anacridium aegyptium*);

— dans les cas des pores ouverts dans les membranes pro-mésothoraciques et pleurales, respectivement situées au voisinage des stigmates mésothoraciques et abdominaux, une vérification précise a permis de constater que le siphon, avant de s'ouvrir à travers le tégument, avait traversé de part en part un tronc trachéen. La larve, dont le diamètre des stigmates est supérieur à celui de la lumière trachéenne, a cherché à s'attacher normalement mais a passé à travers et perforé le tégument sous-jacent jusqu'au contact avec l'extérieur. Il n'y a pas là une exception à la règle mais une conséquence nouvelle due à la petite taille de l'hôte et de ses trachées et à la minceur de son tégument.

Ce point de vue est corroboré par l'examen des cas d'abouchement trachéen chez ces hôtes de petite taille. Lorsque l'on détaille les cas d'insertion sur le tronc trachéen issu du stigmate pro-mésothoracique, on s'aperçoit que le pore est visible de l'extérieur, par transparence, à travers la mince membrane pro-mésothoracique à laquelle il est souvent accolé. On imagine que, dans pareil cas, il aurait suffi que la larve approfondisse tant soit peu son forage pour que la connexion réalisée selon les modalités de la fixation trachéenne soit devenue tégumentaire.

Cette explication ne paraît pas valable pour les autres cas, pourtant constatés chez l'hôte naturel. Les ouvertures à travers la membrane collaire ou la membrane articulaire de la plaque sous-génitale, la membrane mésocoxale ne correspondent pas à l'emplacement d'un tronc trachéen habituellement perforé. Ici le lieu est nouveau et les modalités de fixation doivent différer quelque peu.

2° *Lieu de fixation chez l'hôte adulte.* — L'étude de la répartition des siphons respiratoires chez l'hôte adulte a porté sur 440 cas. Les résultats ne diffèrent pas sensiblement de ceux mentionnés chez l'hôte larvaire. Il faut cependant insister sur le fait que la fixation tégumentaire n'a jamais été trouvée ici.

L'ouverture sur les trachées thoraciques atteint 36 % seulement des cas observés et le tronc trachéen issu du stigmate pro-mésothoracique perd de son importance au profit des nombreuses trachées de la musculature ptérothoracique (45 cas contre 57). Au niveau abdominal, les trachées issues des stigmates tympaniques et des deuxièmes stigmates abdominaux sont encore deux fois plus utilisées que celles des stigmates plus postérieurs. Mais la connexion au niveau des troncs trachéens issus des divers stigmates abdominaux apparaît nettement plus fréquente que chez l'hôte larvaire et devient prépondérante (65 %) par rapport à la fixation thoracique.

3° *Déterminisme de la localisation des siphons.* — Le point d'insertion n'est pas toujours déterminé d'emblée. La localisation définitive de la larve s'effectue souvent après plusieurs essais comme en témoignent les traces de perforations trachéennes abandonnées.

La comparaison des observations effectuées respectivement chez les hôtes adultes et larvaires conduit à penser que la taille du tronc trachéen détermine l'emplacement de la fixation. Chez le jeune hôte larvaire, les troncs trachéens issus des stigmates pro-mésothoraciques et des premiers stigmates abdominaux sont ceux qui, par leur taille relativement grande, facilitent l'abouchement, encore que leur taille insuffisante entraîne parfois l'ouverture tégumentaire. Au fur et à mesure que la taille de l'hôte et des troncs trachéens croît, la larve trouve de nou-

Source : MNHN, Paris

velles trachées dont le diamètre est devenu suffisant pour permettre une adhésion convenable. Ainsi chez l'adulte, la localisation des siphons devient moins exclusive, car presque toutes les régions du corps présentent des trachées d'un diamètre suffisant; les trachées issues des stigmates pro-mésothoraciques, tympaniques et des deuxièmes abdominaux perdent leur prépondérance aux dépens des trachéoles de la musculature ptérothoracique et abdominale.

La différence de taille des trachées peut être une explication satisfaisante de l'évolution des localisations des points de fixation chez l'hôte larvaire et adulte mais elle ne permet pas de comprendre pourquoi le gros tronc trachéen issu du stigmate métathoracique est peu utilisé. Je pense que la mise à l'écart de ce tronc est purement mécanique. La base de ce large tronc enfoncée entre les faisceaux de la musculature ptérothoracique n'est pas accessible aux larves. Seules les ramifications éloignées qui courent en surface de la musculature du côté de la cavité générale peuvent être utilisées lorsque leur taille le permet — ce qui se passe chez l'hôte adulte.

La localisation élective des siphons dépend donc du diamètre et de l'accessibilité des troncs trachéens. Comme ces deux facteurs varient avec la taille, c'est-à-dire le stade de l'hôte, les points de fixation changent au fur et à mesure de la croissance de celui-ci.

γ. Grégarisme larvaire.

Ceracia mucronifera est *l'Acemyiina* dont les larves présentent le plus haut degré de grégarisme.

1° *Origine et importance.* — Le grégarisme larvaire tient en majeure partie aux modalités de la ponte, chaque femelle déposant plusieurs œufs en une attaque, mais peut également résulter d'infestations multiples.

Pour se faire une idée de ce multiparasitisme on peut se rapporter au Tableau VI qui donne une indication du nombre d'œufs déposés sur les hôtes. Il est plus précis de déterminer le nombre de larves qui ont pénétré dans le corps de l'hôte et qui, par conséquent — quel que soit leur stade et leur état — ont cohabité un certain temps au moins. Toutes les larves sont donc prises en considération dans ce dénombrement (voir Tableau XI). Chez l'hôte larvaire, le nombre moyen de larves hébergées est de l'ordre de 1 à 8 (moyenne théorique : 883/190 = 4,6) alors que chez l'hôte adulte, il est de 1 à 35 larves (moyenne théorique : 1 639/100 = 16 larves par hôte). Les nombres les plus élevés ont été de 20 chez l'hôte larvaire et de 57, 62 et 82 chez l'hôte adulte.

Le nombre des larves hébergées par l'hôte adulte est plus élevé que celui rencontré chez l'hôte larvaire. Cela rejoint nos observations sur le comportement de ponte selon lesquelles tout se passait comme si la femelle déposait ses œufs en quantité proportionnée à la taille de l'hôte. Cependant l'existence de contaminations répétées est probable, particulièrement dans les cas de surparasitisme net chez l'hôte imaginal infesté dans la nature.

Chez *Ceracia dentata*, St-Amand & Cloyd (1954 : 84) dénombrèrent au maximum 6 larves chez un hôte nymphal et Chapman (1962 : 70) en compta 24 au maximum chez *C. nomadacridis* dans un hôte adulte.

2° *Conséquences.* — Le grégarisme larvaire reconnu, la première question à résoudre était de savoir si toutes les larves arrivaient au terme de leur développement.

J'ai pour cela établi (sur 613 pupes provenant de 101 hôtes) la fréquence des divers nombres de pupes issues à partir de chacun des hôtes adultes et larvaires. Chez un hôte adulte, ce nombre est fréquemment élevé, souvent compris entre 10 et 20, il peut dépasser 40. Dans les conditions naturelles 24 hôtes m'ont donné 590 pupes, soit, en moyenne, 24 pupes par hôte. Chez l'hôte larvaire — de taille plus petite — quelle que soit la quantité d'œufs déposés, le nombre de pupes formées reste faible : une seule dans 60 %, deux dans 18 % et trois dans moins de 10 % des cas. Exceptionnellement, j'ai pu en obtenir jusqu'à une dizaine.

La cohabitation, jusqu'à terme, de nombreuses larves apparaît de règle chez *C. mucronifera*. Toutefois, chez l'hôte larvaire, le développement de nombreux parasites semble difficile et, bien que le nombre d'œufs déposés sur lui soit plus faible que chez l'hôte adulte, il est suffisamment élevé pour qu'il y est surparasitisme. C'est ce qu'avaient remarqué St-Amand & Cloyd (1954 : 85) chez *C. dentata*.

L'étude au laboratoire a montré que toutes les larves contenues dans un hôte ne sont pas toujours au même stade de développement, quand bien même les infestations multiples ne peuvent être mises en cause. Or cela se voit avec plus de netteté chez l'hôte larvaire que chez l'hôte adulte. Chez celui-ci, la dissection révèle presque toujours des larves retardataires, mais en minorité à côté du nombre élevé de celles qui se développent à la même cadence. Chez l'hôte

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XI. — **Fréquence des nombres de parasites hébergés par des hôtes larvaires infestés *in vitro* (sur 190) [A] et par des hôtes adultes infestés dans la nature (sur 100) [B]**

	Nombre de larves par hôte																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16 à 20	21 à 25	26 à 30	31 à 35	36 à 40	41 à 50	51 à 60	61 à 70	71 à 100
A	33	29	29	19	15	20	12	9	4	4	2	4	1	2	0									
	125					49					9					7	–	–	–	–	–	–	–	–
B	8	3	3	5	5	3	3	3	2	7	3	0	3	2	5									
	24					18					13					10	11	6	6	3	3	1	1	1

Source : MNHN, Paris

larvaire, en revanche, les larves retardataires sont les plus nombreuses. Faut-il voir dans ce retard du développement les signes d'un dépérissement devant amener tôt ou tard la mort des larves? Une étude de la mortalité larvaire devrait nous apporter quelques éclaircissements.

TABLEAU XII. — **Répartition des larves I vivantes et mortes**

Localisation des larves I	Nombre de larves I		Total
	Vivantes	Mortes	
Tête	23	44	67
Yeux composés	3	–	3
Cou	6	5	11
Thorax (indéterminé)	73	61	134
Prothorax	7	5	12
Ptérothorax	2	6	8
Cavité thoraco-abdominale (indéterminé)	24	1	25
Cavité abdominale	112	41	153
Fond de l'abdomen	3	24	27
Patte métathoracique :			
Hanche	4	–	4
Fémur	20	13	33
Tibia	2	1	3
Patte mésothoracique :			
Hanche	–	2	2
Fémur	2	–	2
Patte prothoracique :			
Hanche	1	2	3
Fémur	4	1	5
Tibia	3	–	3
TOTAL	289	206	495

δ. Mortalité.

Sur 800 larves dénombrées par dissection d'hôtes larvaires infestés *in vitro*, 222 (181 au stade I, soit plus de 80 %; 12 au stade II et 20 au stade III; 9 sans précision) étaient mortes.

La plupart des larves II et III mortes étaient libres, soit que la mort fût intervenue avant la fixation (cas de quelques larves II), soit que les larves aient abandonné leur siphon respiratoire. Ces larves ne montraient pas de caractères nets, trois seulement présentaient des blessures.

Source : MNHN, Paris

Les larves I mortes ont été rencontrées dans toutes les régions du corps de l'hôte : tête, thorax, abdomen, appendices. Bon nombre d'entre elles ont été trouvées au fond de l'abdomen (voir Tableau XII et remarque p. 95).

Leur dimension donne une idée approximative de l'âge de leur mort. 17 % des larves ont succombé tout de suite après leur pénétration (larves de moins d'un millimètre) et 23 % dans la seconde moitié de la durée de vie du stade (larve de 3 à 6 mm). C'est donc 60 % des larves I qui ont péri quelques jours après leur pénétration et avant qu'elles aient atteint la moitié de leur croissance (larve de 1 à 3 mm). Cette période représente la phase critique de la vie endoparasitaire.

J'ai pu classer les larves I mortes en trois catégories :

— des larves aplaties dans le sens dorso-ventral ou latéral, généralement mélanisées;

— des larves présentant des blessures mélanisées ou non;

— des larves portant des pustules mélanisées en diverses régions du corps, voire sur tout le corps.

Le premier lot est exceptionnel, le second totalise environ 1/4 des cas observés et le troisième près des 3/4.

La seule méthode — quelque peu aléatoire — dont j'ai disposé pour diagnostiquer les raisons de la mort réside dans l'établissement d'une relation de cause à effet liant l'aspect du cadavre à l'origine du décès. Ainsi on peut voir dans les blessures l'action, vraisemblablement accidentelle, des crochets huccaux des autres larves. Les modalités de l'apparition des pustules mélanisées, l'existence d'une période critique au cours de laquelle le parasite est vulnérable font penser à une faillite du développement consécutive aux réactions de défense de l'hôte (voir Section IV, § 1). Cependant la rareté des cas d'encapsulement observés chez l'hôte normal n'hébergeant qu'une larve atteste l'influence du surparasitisme dans l'apparition de ce phénomène.

En résumé, *Ceracia mucronifera* est un parasite grégaire à l'état larvaire; 10, 20, 30 larves parfois davantage peuvent se développer simultanément sans se nuire jusqu'à leur émergence (c'est même là un mode normal du développement de ce parasite). Mais il ne fait pas de doute qu'il existe une élimination — particulièrement chez l'hôte de petite taille — d'un certain nombre de parasites de stades divers par suite des traumatismes qu'ils peuvent s'infliger entre eux. La plus forte mortalité frappe les larves I vers le milieu de leur vie et les cadavres présentent les symptômes d'un encapsulement diffus, donc d'une réaction de défense de l'hôte. Le surparasitisme n'est pas étranger à cette réaction. Les conséquences du grégarisme larvaire se révèlent proportionnelles à l'espace vital dont dispose chaque parasite, espace lui-même fonction du nombre de larves cohabitantes et de la taille de l'hôte. L'influence du surparasitisme, faible chez l'hôte adulte, est importante durant les jeunes stades larvaires de l'hôte. Outre l'élimination des larves surnuméraires, le surparasitisme se traduit par des actions diverses telle son influence sur la localisation des larves et de leur siphon respiratoire (voir *supra*). De même l'importance des actions du parasite sur son hôte est en rapport avec le nombre des larves hébergées (voir p. 107-9).

3. Phase post-parasitaire.

La phase post-parasitaire débute à l'abandon de l'hôte et s'achève par l'émergence imaginale.

a. *Sortie des larves.*

Les larves III ayant achevé leur vie endoparasitaire quittent l'hôte par un orifice qu'elles pratiquent dans le tégument à l'aide de leurs crochets huccaux.

Les lieux et le nombre des trous de sortie sont variables; plusieurs larves peuvent sortir par le même orifice.

Chez le Criquet égyptien larvaire (stade I à III) dont la taille n'excède pas le centimètre, un ou deux orifices, rarement plus, sont percés. La sortie (voir Tableau XIII) a lieu à travers les membranes pleurales, notamment celles des segments abdominaux I à IV (région modale) quelquefois à travers les membranes intersegmentaires. Les parties latérales et ventrale de la membrane collaire peuvent être utilisées, de même que les membranes articulaires des métacoxa. Étant donné la taille de l'hôte, l'orifice occupe plusieurs segments. Parfois circulaire, il

Source : MNHN, Paris

présente également l'aspect d'une déchirure qui s'étend sur plusieurs membranes articulaires, souvent perpendiculaires.

Chez l'hôte adulte, beaucoup plus grand, les orifices de sortie s'étendent sur un seul segment et sont circulaires. Ils sont en nombre élevé — de l'ordre de 6 à 10 — et souvent espacés, quelquefois côte à côte. J'ai dénombré jusqu'à 5 perforations distribuées autour de la membrane pro-mésothoracique, l'hôte gisant sectionné en deux, la membrane pro-mésothoracique à peu près coupée.

TABLEAU XIII. — **Localisation des trous de sortie des larves chez l'hôte adulte et préimaginal**

Lieu de sortie	Nombre de cas observés chez	
	l'hôte adulte sur 188 cas	l'hôte larvaire sur 69 cas
Membrane collaire (partie latérale ou ventrale)	7	3
Membrane pro-mésothoracique	18	–
Membrane articulaire procoxale	5	–
Membrane articulaire mésocoxale	12	–
Membrane articulaire métacoxale (membrane pleurale I)	28	5
Membrane pleurale du segment abdominal II	30	7
Membrane pleurale du segment abdominal III	30	7
Membrane pleurale du segment abdominal IV	29	12
Membrane pleurale du segment abdominal V	13	17
Membrane pleurale du segment abdominal VI	11	14
Membrane pleurale du segment abdominal VII	1	4
Membrane tympanique	4	–

La sortie peut s'effectuer à travers n'importe quelle membrane articulaire (voir Tableau XIII). Mais elle a lieu le plus souvent à travers les membranes pleurales des segments abdominaux IV à VI. Il y a donc, par rapport à l'hôte larvaire, un déplacement de la région modale, sans doute en rapport avec l'accroissement de la taille de l'hôte et des modifications qu'elle

Source : MNHN, Paris

détermine dans la localisation des siphons (voir *supra*). La membrane collaire, quelquefois utilisée dans la partie ventrale ou latérale, ne l'a jamais été dans sa région dorsale qui représente pourtant le lieu de sortie habituel de nombreux acridiophages (voir Chap. VI). De même les membranes périproctale et périgénitale ne sont pas ou peu perforées.

Au laboratoire, les sorties s'effectuent à n'importe quelle heure de la nuit et de la journée avec cependant prépondérance durant cette dernière. Ainsi, en 1963, j'ai dénombré 145 larves émergées entre 18 heures et 8 heures (soit 10 larves à l'heure) contre 159 entre 8 heures et 18 heures (soit 15 larves à l'heure). Dans la nature, j'ai assisté à plusieurs reprises à des émergences larvaires, aussi bien le matin que l'après-midi et en plein soleil. Chez *Ceracia mucronifera*, le rythme nycthéméral de sortie des larves n'est donc pas très accusé. La plupart des hôtes adultes hébergeant un grand nombre de parasites, les sorties s'échelonnent sur 24 à 48 heures. Les intervalles de temps séparant deux sorties consécutives sont irréguliers; 2 ou plusieurs larves peuvent émerger en même temps ou presque, puis plusieurs heures peuvent s'écouler jusqu'à la sortie suivante.

b. *Comportement des larves libres.*

La larve III hors de l'hôte ne vit que quelques minutes (3 à 15 en moyenne) à découvert et présente comme d'autres Tachinidés un géotropisme positif et un phototropisme négatif.

La larve qui sort se laisse glisser le long de la paroi du corps de l'hôte à laquelle elle adhère grâce à l'humidité qui l'imprègne. Lorsqu'un hôte est couché sur le flanc la sortie peut s'effectuer vers le haut puis la larve descend vers le sol. La tendance à se diriger vers les points bas du terrarium est nette mais les larves ne montrent pas de grandes capacités pour s'enfouir. Lorsque l'enfouissement a lieu, il se produit rapidement (moins de 3 minutes après l'émergence) mais jamais profondément.

Le phototropisme négatif est accusé. Les pupes se forment à l'abri de la lumière (sous le corps de l'hôte, dans les interstices divers, sous les débris de feuilles ou d'écorce, etc.). Ce phototropisme est facile à démontrer; dans un récipient circulaire, la larve se dirige du côté opposé à la source lumineuse; il suffit de faire subir une rotation de 180° au récipient pour la voir repartir en sens inverse. Si le récipient ne présente ni zone obscure ni excavation, les larves déambulent pendant quelques minutes parfois jusqu'à une heure et finissent par s'immobiliser et s'empuper à même le substrat.

c. *Vie nymphale.*

Quelques minutes après s'être immobilisée la larve III se contracte, son tégument devient lisse, la forme de la pupe est atteinte; le tégument commence à jaunir puis à brunir et finit par atteindre la couleur marron et la consistance du puparium.

La vitesse de cette transformation est fonction de la température et du degré d'humidité. Au soleil, la pupaison — de l'immobilisation au durcissement du tégument — n'excède pas 30 minutes (le puparium devient très foncé). Dans un récipient humide et à l'ombre, il faut 2 jours pour que le puparium atteigne une certaine consistance et il reste souple et jaune pâle.

La durée de la vie nymphale s'étend sur 11 à 13 jours mais elle peut s'élever à 19 jours et s'abaisser à 8 jours. Les causes de ces variations n'apparaissent pas clairement. La température a une influence certaine mais mal élucidée. Il n'y a pas de différences tangibles dans la durée nymphale des diverses générations, par contre, la durée nymphale des pupes « mâles » est plus courte (de 1 à 2 jours) que celle des pupes « femelles ».

d. *Hivernage et diapause.*

L'hivernage est assuré par les larves 1 issues des œufs déposés par les dernières générations estivales d'imagos. Ces larves demeurent à ce stade, à l'intérieur de l'hôte adulte, du mois de septembre au mois d'avril de l'année suivante, comme l'attestent les observations suivantes :

Les Criquets égyptiens récoltés et disséqués de septembre à avril ne renferment que des larves 1; ceux conservés au laboratoire ne donnent des larves mûres qu'à la mi-avril, début mai.

In vitro, certaines larves de la troisième génération estivale et celles issues de la quatrième génération demeurent au stade 1 jusqu'au printemps suivant.

Ce mode d'hivernage, à l'état de larve dans l'hôte, que DUPUIS (1963 : 289) reconnaît être le seul mode régulier d'hivernage des *Phasiinae* en zone tempérée, a été longtemps

Source : MNHN, Paris

méconnu chez les *Acemyiina*. *Ceracia mucronifera* en offre le premier exemple, *C. dentata* le second (voir p. 72). Il n'en est pas moins exceptionnel parmi les Diptères acridiophages (voir Chap. VI).

La taille des 250 larves 1 de *C. mucronifera* recueillies en hiver oscillait entre 2,9 et 3,5 mm. Lorsque la croissance des larves 1 s'interrompt celles-ci ont déjà atteint la moitié de leur développement. La croissance des larves ne s'achève qu'à la mi-avril. Un séjour des hôtes à température plus élevée n'accélère pas l'apparition des larves mûres. Cet arrêt du développement est donc une diapause qui n'est pas déclenchée lorsqu'un certain développement est atteint, tous les parasites n'étant pas à la même dimension, mais affecte les larves à un moment déterminé qui correspond pour la majorité d'entre elles à une croissance à moitié achevée. La diapause semble imposée de l'extérieur par un facteur ignoré (changement du milieu). La diapause de l'hôte ne semble pas pouvoir être retenue, puisque seule la femelle la subit, or les parasites voient leur développement interrompn dans les hôtes des deux sexes.

e. *Émergence imaginale.*

Les émergences ont lieu à des heures variables. Mais si des éclosions peuvent se produire tout au long de la journée et de la nuit, pour la majorité d'entre elles, elles ont lieu entre 6 et 10 heures du matin.

L'étalement des ailes est rapide (de 10 à 18 minutes) et il l'est d'autant plus que le degré d'humidité de l'air est élevé. La durée de cet étalement tombe à 6-8 minutes en chambre humide (HR = 75 %).

Les premières pupes qui éclosent, parmi celles qui se sont formées en même temps et proviennent d'un même hôte, donnent des individus mâles et les dernières des individus femelles. Il y a donc protandrie, comme chez de nombreux Diptères.

Pour les pupes formées le même jour, le décalage des éclosions varie de 24 à 48 heures. Il en résulte qu'au moment de l'éclosion des femelles, les mâles sont âgés de 24 à 48 heures.

Sur le plan individuel, la précocité de l'éclosion des mâles peut être masquée par l'échelonnement des sorties des larves hébergées par un même hôte et par suite de la formation des pupes. Il n'a jamais été établi que les quelques larves qui quittent l'hôte en avance sur les autres produiront davantage de mâles que de femelles.

IV. INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE

Durant la phase parasitaire les larves vivent dans le milieu intérieur de l'hôte et leur présence ne va pas sans provoquer des réactions réciproques dont l'étnde fait l'objet de la présente section.

Les réactions de l'hôte, en partie commentées (p. 103), seront examinées succinctement. Parmi les actions du parasite, je m'attacherai à préciser l'influence sur le développement et sur l'activité génitale de l'hôte. J'envisagerai ensuite les lésions subies par l'hôte et le problème de la survie de ce dernier. Je considérerai enfin la valeur de diverses espèces d'Orthoptères en tant que source d'aliments de l'entomophage.

1. Réactions de l'hôte.

La réponse des hôtes à la présence de leurs parasites normaux de la famille des *Tachinidae* s'exprime essentiellement par des réactions de défense plus ou moins importantes et la production du siphon respiratoire.

Les réactions de défense de l'hôte normal à la présence de larves de *Ceracia mucronifera* se bornent, dans certains cas, à l'apparition de phénomènes d'encapsulements hémocytaires et mélaniques. Nous avons vu que ces phénomènes affectent essentiellement des larves au stade I. Si les dépôts mélaniques et hémocytaires apparaissent parfois aux extrémités de la larve, au niveau des crochets buccaux et des stigmates postérieurs et en ceinture autour des limites des segments, ils sont plus fréquents sur toute la surface du corps où ils forment des pustules. Il est difficile de dire si ces diverses localisations correspondent au même type de réactions. Quoi qu'il en soit, dans le cas des pustules réparties sur tout le corps, la réaction a pu débuter du vivant des larves dont la faiblesse de la motilité et de la réactivité attestait

Source : MNHN, Paris

l'état débile; mais je n'ai pu savoir si le phénomène d'encapsulement partiel précède ou suit l'apparition de l'état « morbide ».

Je ne m'étendrai pas ici sur la siphonogenèse, bien que ce phénomène soit assimilé à une réaction hémocytaire provoquée par le parasite, à la suite des lésions de l'hôte consécutives à l'ouverture du pore respiratoire. Je n'ai pas étudié la siphonogenèse du *Ceracia* sous son aspect histo-morphologique. Les raisons qui me permettent de penser que, chez cette espèce, l'origine du siphon ne diffère pas de celle des autres Tachinidés, exigeant des données comparatives, seront envisagées dans le Chap. VI.

2. Actions du parasite.

Les actions du parasite peuvent se traduire, dans leurs effets directs ou indirects, par des perturbations des divers aspects de la physiologie.

Les influences indirectes du parasite sont celles qui s'exercent sur le développement, l'activité génitale et le comportement de l'hôte. Les diverses lésions infligées à l'hôte par le parasite et leurs conséquences sur la survie constituent les actions directes.

Le comportement de l'hôte qui n'a pas été étudié expérimentalement ne paraît pas modifié. Dans la nature, rien dans les attitudes ou la motilité ne permet de distinguer les hôtes sains des hôtes parasités.

a. *Influence sur le développement.*

J'ai assayé, par une étude en laboratoire analogue à celle entreprise pour *Acyglossa pollinosa*, de me rendre compte des effets de la présence du parasite sur la mue et la croissance de l'hôte.

J'ai noté les dates des mues de 40 Criquets égyptiens larvaires provenant de la même oothèque et infestés le jour de leur éclosion et de 50 Criquets indemnes provenant de la même oothèque. Trente des hôtes infestés subirent leur première mue à la date prévue; pour quatre autres, la mue survint avec un retard de 2 à 4 jours. Pour les six autres, elle ne se produisit pas mais ces derniers livrèrent passage, dans les 2 à 4 jours qui suivirent la date à laquelle aurait dû se produire la mue, à des larves à terme. La plupart des 30 hôtes qui subirent leur première mue à la date normale ne laissèrent sortir leurs parasites que 7 à 9 jours après, et ils n'hébergeaient au moment de la mue que des larves I, comme j'ai pu le constater par dissection de quelques-uns d'entre eux.

Dans une seconde expérience, faite avec un lot d'individus infestés à une période située entre la date d'éclosion et celle de la première mue, j'ai pu constster que la première mue ainsi que la seconde se produisaient aux dates normales lorsque le développement du parasite n'était pas trop rapide. Par contre, lorsque le parasite se développa vite (en 12 jours), l'hôte mourut avant que la deuxième mue ne fût intervenue, bien que cette dernière eût dû se produire depuis 3 ou 4 jours. Dans tous les cas, la mort survint avant la date prévue pour la troisième mue.

Le développement de l'hôte n'est pas ralenti par la présence des parasites même nombreux tant qu'ils n'ont pas atteint un certain développement. Comme le parasite a une croissance rapide et comme sa sortie a une action létale, il est rare que l'hôte puisse accomplir plus de deux mues avant de mourir. Lorsque la mort survient 3 ou 4 jours aprés la date à laquelle la mue aurait dû se produire, il y a allongement de l'intermue mais il est difficile de dissocier l'action retardatrice sur la croissance de l'action létale du parasite.

b. *Influence sur l'activité génitale.*

J'ai porté mes investigations sur les effets produits par la génération hivernante du parasite qui s'installe vers les mois d'août-septembre dans un hôte qui vient d'atteindre, ou qui ne va pas tsrder à atteindre, le stade imaginal. A cette époque, l'appareil génital femelle complètement développé est physiologiquement immature (voir p. 72). La phase de multiplication des gonocytes est avancée mais celle de la croissance et de la vitellogenèse n'a pas débuté.

Le parasite, qui a commencé sa croissance avant d'entrer en diapause, passe tout l'hiver dans l'hôte et reprend son activité au printemps, en même temps que le fait la physiologie génitale de l'hôte. L'action de ce parasite est donc durable et se situe à la période prépubertaire de l'activité génitale de l'bôte, c'est-à-dire, pour la femelle, à la période d'accroissement des ovocytes et de la vitellogenèse.

Source : MNHN, Paris

α. Influence sur l'activité ovarienne.

Aucun ovocyte mûr n'a été aperçu ni dans les ovidnctes ni dans les ovarioles [1] des hôtes infestés. Les ovocytes sont toujours apparus dans un état juvénile. L'aspect des ovocytes basaux a légèrement varié selon le nombre de parasites hébergés. Lorsque ce nombre était faible, les ovocytes basaux ont pu atteindre la taille de 3 mm (voire 3,7 mm) mais ils n'ont jamais dépassé 4 mm; dans aucun cas ils ne sont apparus colorés en jaune et ne peuvent être qualifiés de vitellins [2]. Lorsque le nombre de parasites s'élevait, la taille des ovocytes s'est révélée réduite.

L'ovaire des femelles parasitées se présente donc à un stade juvénile et son activité ne dépasse pas, selon la terminologie de Phipps (1949; 1966), le stade I ou immature, même si le nombre de parasites hébergés est faible, le corps gras abondant et cela à une époque où les femelles saines pondent. La castration, résultant de l'action du parasite au cours de la phase prépubertaire de l'activité de l'ovaire, se traduit par un blocage de la vitellogenèse qui ne débute pas. Elle s'exerce donc électivement sur la partie trophique des ovarioles.

Il est difficile de présumer de l'état d'activité du germarium, aucune étude histologique n'ayant été entreprise. Mais des ovocytes basaux de plus de 3 mm s'étant développés, on est tenté de croire à une physiologie normale de la multiplication et de la différenciation germinale.

Je n'ai noté aucune malformation morphogénétique de l'appareil génital chez les femelles parasitées.

β. Influence sur l'activité génitale mâle.

L'influence sur l'activité génitale mâle, étudiée vers la fin du mois de mai, par dissection des hôtes tout de suite après la sortie des larves, s'est révélée nulle. L'appareil génital mâle est apparu macroscopiquement bien constitué. Aucune malformation n'a été constatée. Les testicules étaient de couleur et de taille normale, les tubes spermatiques correctement disposés, les spermiductes, les glandes génitales accessoires bien conformés.

Lorsque le nombre de parasites était important j'ai constaté la présence de lésions, résultat de la sarcophagie. Mais dans tous les cas la spermatogenèse s'accomplit normalement comme en témoigne la présence de spermatozoïdes actifs dans les tubes séminifères, même dans ceux lésés, et dans les vésicules séminales.

γ. Influence sur le comportement génésique.

J'ai eu l'occasion de suivre l'activité génésique du Criquet égyptien, pendant 5 ans, parmi les individus conservés au laboratoire.

J'ai indiqué, à même le corps de l'hôte, grâce à un systéme codifié de marquage à la gouache de diverses couleurs, les renseignements concernant leur comportement génésique — à savoir : l'absence ou l'existence de l'accouplement, le nombre, l'identité des conjoints, le nombre et le résultst des tentatives de ponte.

Les individus mâles et femelles s'accouplent tout l'hiver pourvu que la température ambiante soit suffisamment élevée et cela quel que soit le nombre de parasites qu'ils hébergent. Ces coïts, relativement fréquents et se produisant avec le même ou avec différents conjoints, s'observent encore quelques jours avant la sortie des parasites, voire pendant et après. J'ai vu des larves abandonner une femelle *in coïtu*.

L'existence d'accouplements répétés avec différents conjoints ne m'a pas permis d'affirmer la fécondité de l'acte accompli par un mâle infesté. En revanche, je n'ai jamais vu une femelle parasitée ébaucher le comportement de ponte, forer le sol par exemple.

e. *Lésions internes.*

Hormis les perforations de trachées réalisées au cours des tentatives de fixation de la larve II, aucune lésion, macroscopiquement visible, n'apparaît à la dissection avant que le parasite n'ait atteint le stade III.

1. De type panoïstique chez les Orthoptères.

2. Je dois signaler le cas d'une femelle hébergeant 22 parasites et dont l'appareil génital présentait, outre certains ovocytes non vitellins de 3,7 mm, quelques ovarioles dont la base était obturée par un bouchon pigmenté en jaune. Ces dépôts pigmentaires, ne pouvant attester une ponte ovulaire chez cette femelle conservée depuis huit mois *in vitro*, traduisaient une dégénérescence vitelline des ovocytes basaux. Cela implique évidemment l'existence préalable d'une vitellogenèse; j'ignore à quel moment elle a pu se produire.

Source : MNHN, Paris

La phase de sarcophagie qui marque la fin de la vie trophique du parasite est seule responsable des lésions. Ces dernières, minimes lorsque l'hôte adulte n'a reçu qu'un petit nombre de parasites, se limitent à une réduction du corps gras et à quelques traumatismes de la musculature thoracique. Lorsque l'hôte (larvaire) est petit, les lésions peuvent devenir considérables. Dans certains cas, la larve parasite contenue dans l'abdomen distendu pèse plus de 50 % du poids total de l'hôte (9 pour 16 mg). A sa sortie, l'hôte est réduit à l'exosquelette transparent ne renfermant que le tube digestif, le système nerveux et les grosses trachées; tissu conjonctivo-adipeux, musculature, hypoderme, gonades, ont disparu. Chez l'hôte adulte, les lésions peuvent être importantes s'il héberge un grand nombre de larves mais ne sont jamais aussi étendues que chez l'hôte larvaire. Les gonades et les glandes génitales accessoires peuvent être dilacérées, excepté les conduits génitaux et la spermathèque chez la femelle qui sont rarement lésés. Chez le mâle, les traumatismes affectent le testicule dont la gaine péritonéale déchirée libère les tubes spermatiques qui sont dispersés et détruits.

Les déjections jaune-orangé qui bordent habituellement les siphons respiratoires peuvent être entraînées à travers le corps faisant adhérer les organes entre eux. Si l'on ajoute que les exuvies et les siphons apparaissent partout de-ci de-là on convient qu'à la dissection de tels hôtes apparaissent fort désorganisés.

Enfin les parasites, en provoquant au moment de leur sortie plusieurs perforations, infligent à l'hôte affaibli un dernier et grave traumatisme.

d. *Action létale du parasite sur l'hôte.*

Je me suis efforcé de connaître les chances de survie de l'hôte à la sortie des parasites.

Dans la nature, mes observations, qui ont porté sur la survie des Criquets égyptiens adultes au moment de la sortie des larves de la génération en hivernage, sont concluantes.

En quelques jours, on rencontre dans les stations fréquentées, quantité de Criquets mourants se traînant sur le sol. Leur autopsie montre que tous sont infestés. Après cette hécatombe, les Criquets se font rares dans les stations où deux ou trois semaines plutôt ils étaient abondants. Quand on capture quelques individus, ils se révèlent sains. Je n'ai jamais trouvé d'hôte ne contenant que des exuvies.

J'ai connu un cas de survie, celui d'un hôte qui fut également le seul exemple de Criquet égyptien ayant hébergé successivement des larves appartenant à deux générations consécutives de *Ceracia mucronifera*. Disséqué en hiver, cet Orthoptère montra, à côté de quatre larves I de la génération en hivernage, une exuvie II avec siphon respiratoire ne pouvant appartenir qu'à une larve de la génération précédente. Encore convient-il de souligner que cet unique survivant de grande taille n'avait hébergé qu'un seul parasite.

L'action létale du parasite se montre donc nettement lors de la sortie larvaire, et il résulte de cette mortalité quasi générale des Criquets parasités que chaque génération de *Ceracia* doit se développer dans des individus hôtes différents.

Au laboratoire, diverses observations ont complété les données naturelles et ont permis de préciser le temps écoulé entre la sortie du parasite et la mort de l'hôte. Ce délai, variable avec le nombre des parasites, la taille et la résistance de l'hôte, a presque toujours été bref. Chez l'hôte, aussi bien larvaire qu'adulte, la mort survient parfois 24 heures *avant* la sortie des parasites et généralement dans les 48 heures qui suivent l'émergence (32 cas sur un lot de 35 hôtes). Deux hôtes adultes ayant livré passage respectivement à cinq et six parasites survécurent 5 jours. Seul un hôte larvaire ayant reçu un unique parasite a survécu un mois.

Lorsque les larves sortent, l'hôte peut être immobile mais il est susceptible d'activité et capable de sauter. Douze à 18 heures après, il ne réagit plus; le lendemain il est mort.

Les facteurs responsables du décès paraissent résulter des perforations, des hémorragies et de la dessication qui en découlent. Chez les hôtes venant de laisser échapper leurs parasites, les antennes durcissent et deviennent rigides et cassantes. Ce symptôme apparaît parfois 2 à 3 jours avant la sortie des larves. La dessication peut être constatée en déterminant la perte de poids de l'hôte. Un Criquet larvaire pesant immédiatement après la sortie de son parasite 43 mg avait perdu 6,6 mg le lendemain, soit 15 % de son poids initial.

L'hôte meurt plus rapidement lorsque les trous de sortie sont percés dans la membrane collaire ou dans la membrane pro-mésothoracique, ces orifices demeurant béants, que lorsqu'ils sont forés dans la membrane pleurale de l'abdomen où un bouchon se forme.

C. mucronifera apparaît comme un parasite néfaste à ses hôtes dont la quasi-totalité succombent après la sortie des larves.

Source . MNHN, Paris

3. Valeur trophique de l'hôte.

C. mucronifera se développant dans des hôtes de tailles et d'espèces diverses, il était intéressant de rechercher une relation éventuelle entre la taille de la larve à terme et celle de son hôte et la valeur de celui-ci en tant que source d'alimentation.

J'ai, pour cela, établi les rapports du poids du parasite à terme (ou l'occurrence le poids de la pupe) et de celui de l'hôte et comparé ces valeurs dans les cas où :

— les hôtes de poids différent appartenaient à la même espèce,

— les hôtes de même poids étaient d'espèces différentes,

— les hôtes de même espèce et de même taille héhergeaient des nombres différents de parasites.

Les mesures pondérales ont été faites avec une balance sensible au dixième de milligramme.

Les résultats furent les suivanta :

Pour un hôte d'espèce donnée, la taille (et par suite le poids) d'une pupe varie du simple au triple (4,5 mg à 14,5 mg) sans aucun rspport avec le poids de l'hôte (une pnpe de 14,5 mg s'est formée à partir d'un hôte de 37 mg; une de 6 mg a été obtenue d'un hôte de 49 mg). Mais le rapport poids de la pupe/poids de l'hôte n'a jamais dépassé 0,56.

Pour des hôtes d'espèces différentes, mais de même poids, les pupes peuvent avoir des valeurs pondérales identiques. On observe des variations de même ordre que précédemment et qui apparaissent sans rapport avec la nature spécifique de l'hôte. Dans la limite des espèces étndiées : *Anacridium aegyptium*, *Pezotettix giornai*, *Calliptamus italicus*, *Dociostaurus maroccanus*, on n'a donc pas l'impression nette de l'existence d'une variation de leur valeur trophique.

L'action du surparasitisme sur la taille de la pupe se révèle plus évidente. Le poids des pupes formées en nombre identique varie — dans certaines limites — proportionnellement à celui de l'hôte (2 pupes de 8,5 mg dans 1 hôte de 46,5 mg, et 2 pupes de 12,8 mg dans 1 hôte de 77 mg). Inversement, chez un hôte de poids déterminé, le poids des pupes diminue lorsque leur nombre croît (2 pupes de 8,5 mg dans un hôte de 46,5 mg, 3 pupes de 7 mg dans un hôte de 42 mg). Dans tous les cas, le rapport somme des poids des pupes/poids de l'hôte n'a jamais été supérieur à 0,5. Ce chiffre peut donc traduire théoriquement la valeur trophique maximale d'un hôte pour un ou des parasites. Au-delà de cette valeur, le surparasitisme entraîne la mort des larves surnuméraires.

***

Les réactions d'encapsulement, l'édification d'un siphon autour des parasites d'une part, le ralentissement du développement, la castration parasitaire des femelles, les lésions et la mort de l'hôte d'autre part, attestent la réalité des interactions induites par *C. mucronifera* et qui sont, à l'instar de celles provoquées par de nombreux Tachinidés, très prononcées.

V. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

Chez *Ceracia mucronifera*, les femelles infestent, *in vitro*, aussi hien les hôtes mâles que les hôtes femelles, et il n'est pas apparu de différences significatives dans les taux d'infestation des hôtes des deux sexes parasités dans la nature. On ne peut donc parler d'une spécificité liée au sexe.

C. mucronifera infeste son hôte à l'état larvaire, et selon la génération, tous les stades sont contaminés. Les dernières générations, la dernière en tout cas, infestent un certain nombre d'hôtes adultes. Ce Diptère n'apparaît donc pas inféodé à un ou plusieurs stades de son hôte.

En revanche, tous les Orthoptères présentés *in vitro* ne sont pas attaqués. Il existe une spécificité taxinomique. J'envisagerai son étude dans la nature puis au laboratoire; je dégagerai ses origines au fur et à mesure.

Source : MNHN, Paris

1. Dans la nature.

Bien que *C. mucronifera* soit déterminable à l'état larvaire dès le stade I et en dépit de la dissection de plus de 10 000 Orthoptères d'espèces variées, récoltés tout au long de l'année, en divers lieux et en particulier dans les stations à *Ceracia*, je n'ai pas trouvé trace de ce parasite dans un hôte autre que le Criquet égyptien. Dans les localités prospectées — c'est-à-dire en Provence — *C. mucronifera* est inféodé au Criquet égyptien.

2. Au laboratoire.

a. *Spécificité maternelle.*

En mettant en présence des femelles gravides de *Ceracia mucronifera* avec des hôtes divers, soit successivement, soit simultanément, j'ai pu sonder les limites de la spécificité maternelle et révéler les préférences des Mouches.

Par la première méthode, j'ai classé les hôtes expérimentés en trois catégories.

Ceux qui sont bien acceptés :

— *Anacridium aegyptium* larvaire ou adulte (hôte normal);

— *Pezotettix giornai* larvaire ou adulte (51 expériences positives sur 55);

— *Calliptamus italicus* larvaire (10 expériences positives sur 12);

— *Dociostaurus maroccanus* larvaire ou adulte (28 expériences positives sur 35).

Ceux qui sont acceptés avec difficulté (ou dont les expériences sont en nombre insuffisant pour les classer définitivement) :

— *Chorthippus mollis* adulte ou larvaire (1 expérience positive sur 14);

— *Omocestus ventralis* larvaire (1 expérience positive sur 7);

— *Euchorthippus pulvinatus* (3 expériences positives sur 15);

— *Pyrgomorpha conica* larvaire ou adulte (1 expérience positive sur 5);

— *Barbitistes fischeri* adulte (1 expérience positive sur 10).

Ces espèces ne sont pas uniquement classées dans cette catégorie par suite de la faiblesse des infestations positives, mais encore en tenant compte de la lenteur que mettent les Mouches à attaquer de tels hôtes. Par ailleurs, ces hôtes, mis avec ceux de la liste précédente, sont rarement infestés en premier.

Enfin ceux qui, présentés isolément ou avec d'autres hôtes, n'ont jamais été acceptés :

— larves de *Decticinae* (Ensifères) [6 expériences négatives];

— larves d'*Oedipoda germanica* et d'*O. coerulescens* (14 expériences négatives);

— *Prionotropis rhodanica* (1 expérience négative).

Ce classement, malgré le faible nombre des expériences, est sans doute valable pour les larves d'*Oedipoda*. En effet lorsque *Ceracia mucronifera* accepte un hôte, il l'attaque d'emblée (3 ou 4 expériences suffisent pour aboutir à un résultat concluant).

Il a été facile d'établir le degré d'attirance des divers hôtes en procédant par la méthode des présentations simultanées. Une Mouche, mise en présence d'*Anacridium aegyptium*, de *Pezotettix giornai* et de *Calliptamus italicus*, pond presque toujours sur le premier. En l'absence du Criquet égyptien c'est *P. giornai* qui est le plus facilement infesté. En procédant de la sorte j'ai dressé la liste des hôtes acceptés, dans un ordre de préférence décroissante qui est la suivante : *A. aegyptium*, *P. giornai*, *D. moroccanus*, *C. italicus*, *Euchorthippus pulvinatus*, *Chorthippus mollis*.

Le choix de la Mouche ne tient pas compte de l'appartenance systématique de l'hôte. *P. giornai* qui appartient à la même famille que l'hôte normal est bien accepté, mais *Dociostaurus maroccanus* qui se rattache à une famille différente est préféré au *C. italicus* qui est un *Catantopidae* comme *P. giornai* et *A. aegyptium*.

b. *Spécificité larvaire.*

La spécificité larvaire a pu être observée en considérant le devenir des œufs déposés *in vitro* sur les divers hôtes acceptés par la Mouche.

Source : MNHN, Paris

Le développement larvaire s'est déroulé avec une vitesse normale jusqu'à la nymphose dans les hôtes suivants[1] :

— *Anacridium aegyptium* (10 à 25 jours);
— *Pezotettix giornai* (12 à 19 jours);
— *Dociostaurus maroccanus* (13 à 14 jours);
— *Calliptamus italicus* (13 à 18 jours);
— *Omocestus ventralis* (14 jours);
— *Chorthippus mollis* (24 jours).

Chez *Euchorthippus pulvinatus*, j'ai obtenu un dépôt d'œufs dans trois cas seulement. Dans le premier, les œufs n'ont pas éclos. Dans le deuxième, l'autopsie de l'hôte, 12 jours après la ponte, a permis de retrouver une larve I ayant effectué la moitié de sa croissance (longueur : 2,9 mm) mais paraissant mourante et présentant d'importants dépôts mélaniques à l'intérieur de la partie médiane de son tube digestif. Dans le troisième, l'hôte, autopsié 19 jours après, montra une larve I vivante et ayant presque achevé sa croissance (5,2 mm de longueur). Le développement, s'il ne peut pour le moment être qualifié d'impossible, apparaît cependant long et difficile chez cet hôte.

Chez *Barbitistes fischeri* une seule expérience s'est traduite par un dépôt d'œufs. Sur les 5 déposés, 3 ont éclos. L'autopsie de l'hôte, pratiquée 14 jours après, révéla trois larves mortes, rejetées au fond de l'abdomen. La mort était survenue, comme l'attests leur taille (0,5 mm), dans les heures qui suivirent la pénétration.

D'autres types d'expériences ont été tentés.

En particulier selon la méthode de Dupuis (1963 : 21), j'ai essayé à partir des femelles gravides soumises à des chocs asphyxiques d'obtenir des œufs et de les transporter sur des hôtes non acceptés par la femelle. Malheureusement je n'ai recueilli que des paquets d'œufs inutilisables, les œufs n'ayant pu être séparés sans dommage.

J'ai également entrepris plus de 100 expériences de transplantation des larves I chez divers hôtes (*Locusta migratoria*, *Aiolopus strepens*, *Acrotylus insubricus*, *Chorthippus mollis*, *Pyrgomorpha conica* et *B. fischeri*. J'ai, tout au plus, obtenu la première mue, mais aucune larve II ne s'est fixée avant de mourir. Dans les autres cas, les larves I finirent par mourir sans s'être développées et après avoir survécu un temps variable. J'ai obtenu la survie d'une larve I pendant 4 mois dans un *Locusta migratoria* sans qu'aucune croissance n'eut lieu jusqu'à la mort de l'hôte qui se produisit un 15 juillet, date à laquelle les individus de cette génération de *Ceracia mucronifera* avaient atteint l'état imaginal depuis la mi-juin. Des survies de 20 à 40 jours furent fréquentes. La mort fut précédée par l'apparition d'un encapsulement partiel de la larve et par son adhérence aux tissus de l'hôte. Ces réactions de défense, apparaissant du vivant de la larve, pourraient être d'un grand intérêt dans l'étude de la spécificité. Mais elles se manifestent parfois, lors de l'injection des larves, chez des hôtes dans lesquels la vie larvaire se déroule normalement lorsque les œufs sont déposés par la femelle; je n'ai pu en tirer des conclusions valables.

Quoi qu'il en soit, les résultats obtenus *in vitro* sont suffisants pour attester la polyphagie de *C. mucronifera* et l'existence d'une certaine amplitude de la spécificité maternelle et larvaire.

3. Origine de la monophagie constatée dans la nature.

Comment concilier la polyphagie constatée expérimentalement et la monophagie observée dans la nature ? On pense tout de suite à une non-concordance spatio-temporelle dans les cycles hôtes-parasites. C'est évidemment l'hypothèse que j'ai retenue.

L'argument de la non-concordance temporelle ne peut être retenu, les hôtes expérimentés *in vitro* se rencontrant à la même époque que le Criquet égyptien.

La monophagie de *Ceracia mucronifera* dans la nature résulterait d'une non-concordance spatiale des biotopes du parasite et des hôtes autres que le Criquet égyptien. Comme les hôtes considérés se rencontrent presque tous dans les stations à *Ceracia*, c'est à un niveau micro-écologique qu'il faut rechercher la solution de cette spécificité naturelle. La rareté des jeunes

1. J'indique entre parenthèses, pour chaque espèce, les durées minimales et maximales de la vie endoparasitaire.

Source : MNHN, Paris

stades larvaires du Criquet égyptien et des imagos de *C. mucronifera* dans la nature plaident en faveur de l'existence d'une niche écologique où ces deux Insectes seraient localisés ensemble. Ce microbiotope pourrait être les cimes des grands arbres, le Criquet égyptien étant arboricole (voir p. 72), alors que les Criquets dans lesquels *C. mucronifera* se développe *in vitro* vivent au niveau du sol ou dans la strate herbacée. Cela reste à prouver.

C. AUTRES *ACEMYIINA*

Les résultats que j'ai obtenus dans l'étude d'autres espèces d'*Acemyiina* sont plus fragmentaires. Cela tient à plusieurs raisons. D'abord, étant donné l'importance moindre du matériel recueilli, je n'ai pu toujours réaliser complètement la propagation *in vitro*. Cela a suffi à me priver d'une source importante de renseignements. Ensuite, à la différence de *Ceracia mucronifera*, ce matériel n'a été utilisable que lorsque l'imago a pu être élevé, la diagnose de l'espèce à l'état larvaire étant à l'heure présente, comme je l'ai indiqué (voir Section A), aléatoire.

Cependant, la confrontation des données que j'ai pu recueillir avec celles mentionnées par les auteurs et celles bien établies de *C. mucronifera* s'est montrée riche d'enseignements.

I. BIOLOGIE D'*ACEMYIA ACUTICORNIS* MEIG.

Le genre *Acemyia* Robineau-Desvoidy 1830 compte diverses espèces dont deux ont leur biologie connue. La première, la seule quelque peu étudiée, est *Acemyia acuticornis* Meig. La seconde : *A. pyrrhocera* Villeneuve, signalée à l'état imaginal en France par MESNIL (1965 : 785), a simplement été élevée d'un Acridien *Truxalinae : Xerohippus savignyi* Uv. en Israël par KUGLER (1963 : 32).

1. Données des auteurs.

Le parasitisme d'*A. acuticornis* a été cité en 1902 par RIBAGA du Criquet égyptien, mais il y a de fortes chances pour qu'il s'agisse d'une erreur de détermination et que l'espèce élevée soit *Ceracia mucronifera*. HERTING (1960 : 57) indique que SIEBOLD aurait obtenu ce Diptère d'*Oedipoda coerulescens*. En pratique, c'est CALLOT (1935 et 1937) qui a le premier établi l'acridiophagie de cette Mouche. La vie de cette espèce a été étudiée par ZAKHVATKIN (1954 : 256 à 261) qui a découvert dans l'Est de la Sibérie (Bassin de l'Angara) de nombreux hôtes infestés.

Cette Mouche possède une large distribution géographique. Signalée en Suède, Finlande, Allemagne, France et Sibérie, elle manque toutefois en Angleterre (HERTING 1960 : 57).

Elle n'a qu'une génération annuelle et sa phase larvaire est, tout au moins en Sibérie, délimitée entre le 20 juin et le 20 juillet (ZAKHVATKIN 1954). D'après HERTING (1960), sa période d'activité s'étend de juin à début août.

Cette Mouche se rencontre sur des terrains herbeux, secs et bien exposés (les pâturages et les steppes montrant des degrés divers de xérophilie).

D'après ZAKHVATKIN (*l.c.* : 256), la femelle éclôt avec les ovaires formés et la ponte débute très tôt après l'apparition des imagos. La femelle ne dépose qu'un œuf sur le corps de l'hôte, sur les pleurites à proximité des stigmates métathoraciques. ZAKHVATKIN admet que par cette localisation l'œuf est soustrait aux réactions de frottement de l'hôte. La larve perce, à l'aide de ses crochets buccaux, la paroi ventrale du chorion et le tégument sous-jacent, pour pénétrer.

Cet auteur (*l.c.* : 258) classe ce Tachinidé dans le « groupe parasitique » I de PANTEL.

La vie larvaire est mal connue (la larve I est ignorée). ZAKHVATKIN (*l.c.* : 258-9) indique que la larve (sans en préciser le stade) ayant pénétré s'attache sur un tronc trachéen, à proximité de l'atrium respiratoire, par l'intermédiaire d'un siphon. A la fin de sa croissance, elle atteint 8 mm. Cet auteur constate, en bordure du siphon, la présence d'éléments jaune orangé faiblement liés entre eux qu'il rattache au « tissu adipeux ». Il note également la présence des exuvies incrustées dans les parois du siphon mais il ne précise pas le stade auquel elles appartiennent.

Source : MNHN, Paris

La larve à terme abandonne l'hôte à travers les membranes intersegmentaires de l'abdomen. Les pupes se forment sur le sol; ZAKHVATKIN a pu en dénombrer jusqu'à 54 au mètre carré.

Le développement (larvaire ?) dure 20 à 25 jours.

Les lésionz occasionnées sont graves : destruction du corps gras, castration parasitaire des femelles, mort de l'hôte après la sortie des larves.

A. acuticornis a été jusqu'ici élevée uniquement d'Acridiens adultes. La liste suivante suffit à montrer sa polyphagie.

Elle a été obtenue d'*Oedipoda coerulescens* (L.), *Stenobothrus lineatus* (Panz.) d'après HERTING (1960 : 57); de *Chorthippus bicolor* (Charp.), *C. biguttulus* (L.), *C. mollis* (Charp.), *C. dorsatus* (Zett.), *Eachorthippus pulvinatus* (F. W.), *Pezotettix giornai* (Rossi) d'après CALLOT (1937 : 282) et de *Gomphocerus sibiricus* (L.), *Aeropedellus variegatus* (F. W.), *C. albomarginatus* Deg., *C. apricarius* (L.), *Myrmeleotettix palpalis* (Zub.), *Stauroderus scalaris* (F. W.), *Stenobothrus nigromaculatus* (H. S.), *S. eurasius* (Zub.) d'après ZAKHVATKIN (1954 : 256).

2. Observations personnelles.

Mes observations sont basées sur la dissection de 142 hôtes [1] parasités dans la nature et sur la réalisation partielle au laboratoire du cycle, à la suite de la ponte d'une femelle capturée.

J'ai trouvé ce Tachinidé dans les hôtes suivants : *Oedaleus decorus** (Germ.), *Sphingonotus coerulens* * (L.), *Calliptamus italicus* * (L.), *Omocestus ventralis* * (Zett.), *Oedipoda, coerulescens* (L.), *O. germanica* * (Latr.) en Provence; *Gomphocerus rufus* * (L.), *Chorthippus mollis* (Charp.), *C. biguttulus* (L.), *C. longicornis* * (Latr.), *Euchorthippus declivus** (Bris.), *P. giornai* (Rossi) à Richelieu; et j'ai obtenu la ponte sur *Acrotylus insubricus** (Scop.), *Euchorthippus pulvinatus* * (F. W.), *Dociostaurus genei* * (Osck.) en sus de ceux indiqués au-dessus.

Onze de ces Acridiens (marqués d'un astérisque) sont mentionnés pour la première fois.

La presque totalité des hôtes étaient adultes, mais treize (soit 9 %) étaient au stade nymphal au moment de la sortie du parasite. Il faut donc reconnaître comme l'avait admis ZAKHVATKIN (1954 : 257) qu'*Acemyia acuticornis* est essentiellement un parasite d'hôtes adultes mais à l'occasion il se montre capable d'attaquer un hôte larvaire et de s'y développer.

La période phénologique apparaît plus étendue qu'elle ne l'est en Sibérie. J'ai obtenu des éclosions de la mi-juin au début octobre et des pupes jusqu'à la fin octobre. En France, *A. acuticornis* présente plusieurs générations.

a. Vie imaginale.

Les renseignements concernant la vie d'*Acemyia acuticornis* dans son milieu naturel sont succincts. DUPUIS (*in litt.*) a capturé à Richelieu en juin et en août quatre mâles dont trois étaient posés sur des fleurs de *Daucus carota* et *Ranunculus acris* et un au repos à 19 h. 15 sur tige d'*Asparagus officinalis*. KUGLER (1967 : 446) cite un mâle, dans la même localité. J'ai récolté à la Sainte-Baume une femelle en septembre, à 17 h. 15, au repos sur une touffe rase de graminées.

Les dissections des femelles vierges obtenues *in vitro* et de la femelle fécondée récoltée dans la nature me permettent d'apporter quelques précisions sur la physiologie de la reproduction. L'appareil génital femelle est semblable à celui de *Ceracia mucronifera;* il montre un utérus allongé et cylindrique. Tous les œufs mûrs au moment de l'imaginalisation descendent,

1. Parmi ces hôtes, 76 ont été étudiés en Provence et 66 à Richelieu. Depuis la rédaction de la section relative à *Acemyia acuticornis* il m'est apparu que les *Acemyia* étudiés à Richelieu et en Provence ne représentaient vraisemblablement pas une seule espèce.

En première approximation, cependant, les deux espèces éventuelles ont une biologie très comparable. En attendant les précisions que je me propose d'apporter ultérieurement, on notera simplement que :

1° Mes données présentes, relatives à la morphologie préimaginale (figures comprises) et à la position des œufs sur hôtes de la nature, se rapportent à *A. acuticornis* de Richelieu;

2° Mes données sur la ponte *in vitro* sont relatives à *Acemyia sp.* de Provence;

3° Mes données qualitatives sur la biologie larvaire ont été établies en majeure partie sur du matériel de Richelieu;

4° Mes données quantitatives sont mixtes.

Source : MNHN, Paris

chez les femelles fécondées, dans l'utérus où ils s'accumulent en deux piles imbriquées de manière identique à celle observée chez *C. mucronifera* (v. *supra*) et chez les autres *Acemyiina* (cf. TOWNSEND 1936 :73) et commencent leur incubation. Les œufs contiennent, au moment de leur dépôt sur l'hôte, une larve prête à éclore. La fécondité — estimée par dénombrement des œufs contenus dans les ovaires de deux femelles vierges et dans l'utérus d'une femelle gravide — est de 126 œufs.

Le comportement et le mode de ponte ne diffèrent pas de ceux de *C. mucronifera*. La femelle, mise *in vitro* en présence d'un hôte, se dirige sur lui précipitamment, dans les directions les plus diverses et passe sur son corps en courant et en suivant une trajectoire qui peut être droite ou courbe. Au cours de ce déplacement, l'extrémité de son abdomen balaye l'hôte et les œufs déposés s'alignent selon une direction qui matérialise la trajectoire d'attaque. D'autres fois, particulièrement si l'hôte réagit violemment, le parasite le harcèle, se précipitant sur lui à plusieurs reprises et n'y dépose qu'un œuf après l'autre. Dans ce cas, les œufs sont déposés anarchiquement. A une attaque en trajectoire peut suivre une attaque par harcèlement et *vice versa*.

Le nombre d'œufs déposés en une seule manœuvre est variable. Un, rarement deux, lors d'une attaque par harcèlement, généralement davantage (trois ou quatre et jusqu'à huit) lorsque l'attaque a lieu en trajectoire. Assez souvent, plusieurs attaques se succèdent. Le nombre total d'œufs déposés peut alors être plus élevé.

TABLEAU XIV. — **Localisation des œufs**

Lieu de dépôt	Nombre d'œufs déposés sur l'hôte infesté dans la nature	Nombre d'œufs déposés sur l'hôte infesté *in vitro*	Nombre total d'œufs observés
Tête	1	10	11
Pronotum	11	10	21
Ptéropleures	2	1	3
Ptérosternum	0	7	7
Pattes	2	17	19
Abdomen	6	15	21
Élytres	1	4	5
TOTAL	23	64	87

Il est difficile de dire si la ponte se déroule selon des modalités identiques dans les conditions naturelles. Le nombre d'œufs déposés apparaît plus faible. Mais le fait de trouver dans un hôte plus de larves que l'on a dénombré d'œufs atteste l'existence de pertes. Certaines sont, sans doute, dues à des réactions de l'hôte telles que j'ai pu les voir *in vitro* : les œufs déposés sur la face antérieure de la tête, les pattes antérieures et moyennes, sont facilement enlevés par des mouvements de nettoyage. Deux observations permettent de penser que l'attaque en trajectoire existe dans les conditions naturelles. Certains hôtes hébergent trois et même cinq larves. Certes, la pluralité des larves peut provenir d'attaques répétées ou d'infestations multiples. Ensuite, il m'a été donné de voir deux œufs placés côte à côte et se chevauchant par leur extrémité. Cette disposition atteste le dépôt d'au moins deux œufs en une seule attaque.

L'œuf adhère au tégument par la face ventrale du chorion qui est recouvert d'une substance adhésive. Cette dernière, abondante et fluide au moment du dépôt, s'écoule dans les dépressions du tégument, assurant, avant de se solidifier, une adhésion parfaite de toute la surface ventrale de l'œuf, même sur des surfaces à relief tourmenté, comme le pronotum des *Oedipoda* et *Acrotylus*.

Les lieux de dépôt des œufs, observés *in vitro* et dans la nature, sont consignés dans le Tableau XIV.

Source : MNHN, Paris

Les pleures ptérothoraciques ne représentent pas le lieu principal du dépôt des œufs comme l'indiquait ZAKHVATKIN (1954). Il est même difficile de préciser les limites de la zone modale sur laquelle le centrage de l'muf s'effectue. A l'instar de *Ceracia mucronifera*, *Acemyia acuticornis* dépose ses mufs selon une zone modale très large qui englobe toutes les surfaces découvertes (*sensu* DUPUIS 1963 : 213-4) : tête, prothorax, articles des pattes, tergites et sternites abdominaux. Trois régions sont cependant visées : la tête, le pronotum et l'abdomen dans sa partie latérale. Les pattes ne semblent recevoir des œufs que par suite de leur situation exposée en travers des trajectoires d'attaque. Quelques œufs sont placés sur les élytres.

Le comportement imaginal d'*A. acuticornis* apparaît, du point de vue des modalités de l'infestation, très proche de celui de *C. mucronifera* : dépôt d'œufs macrotypes, incubés, collés par la femelle, selon une vaste zone modale, sur le corps d'hôtes divers.

h. *Vie préimaginale.*

La pénétration, ainsi que l'avait remarqué ZAKHVATKIN (1954 : 258), s'effectue selon des modalités identiques à celles décrites à propos de *Ceracia mucronifera*, comme l'établissent les points de perforation visibles dans le chorion ventral de l'œuf et le tégument sous-jacent et comme je l'ai constaté *de visu*. Au laboratoire, le travail de forage du chorion et du tégument, réalisé avec les crochets huccaux, débute dès le dépôt de l'œuf.

La larve I vit sans fixation. Son exuvie se retrouve en des points divers de la cavité thoraco-abdominale de l'hôte. J'ai observé la mélanisation de quelques exuvies.

C'est la larve II qui, après une période de vie libre, se fixe sur une trachée par l'intermédiaire d'un siphon respiratoire.

La larve III succède à la larve II sans qu'il y ait de modifications importantes de la physiologie parasitaire.

Les parasites hébergés dans un hôte sont en nombre assez faible. J'en ai dénombré un seul dans 67 cas, deux dans 19 cas et dans 14 cas davantage (3, 4 et 5).

Deux, trois et même quatre larves ont pu arriver ensemble au terme de leur développement. Inversement, il m'est arrivé de rencontrer des larves mortes, partiellement encapsulées et mélanisées. J'ai observé, dans un hôte normal (*Pezotettix giornai*) chez qui le parasite se développe habituellement bien, une larve II âgée (avec échauches des stigmates de la larve III), solitaire, morte et enfermée dans une capsule complète, épaisse, cohérente — j'ai pu la déchirer avec des pinces —, mélanisée intérieurement et dont la nature cellulaire était visible au microscope. La mortalité semble frapper les larves I et quelquefois les larves II et III fixées. J'ai noté, une fois, la présence de blessures sur le corps d'une larve morte.

La fixation s'effectue sur le tronc trachéen issu du stigmate pro-mésothoracique (76 cas), mais elle peut également avoir lieu sur les trachées ptérothoraciques (9 cas), sur la trachée du tympan (6 cas), sur les troncs trachéens issus des deuxièmez (18 cas), troisièmes (1 cas), et quatrièmes (1 cas) stigmates abdominaux. La fixation, comme chez *C. mucronifera*, se produit aussi bien au nivesu abdominal que thoracique. Lorsque l'hôte héberge plusieurs parasites, deux siphons peuvent être insérés côte à côte. La siphonogenèse peut être induite chez l'hôte adulte et chez l'hôte larvaire.

Le sipbon à paroi épaisse, court, évasé, est hétérostome, c'est-à-dire que le plan d'ouverture distale fait un certain angle par rapport à l'axe longitudinal. Il présente de ce fait un côté plus long que l'autre. Il ne semble pas que le côté court corresponde obligatoirement à l'emplacement de l'anus de la larve; il paraît situé en position diamétralement opposée à la paroi tégumentaire de l'hôte, en sorte que l'onverture du siphon est tournée vers la cavité générale. La dissymétrie n'est pas liée à la larve mais au corps de l'hôte. La structure du siphon n'a pas été étudiée par coupe histologique. Mais l'examen microscopique *in vivo* a montré que, durant la vie de la larve II, le bord distal du siphon était occupé par de nombreuses cellules sanguines. Chez la larve âgée, la paroi du siphon cohérente, translucide, striée concentriquement, ne laisse pas reconnaître de formation cellulaire.

Sur ces points particuliers de la fixation des larves et de la morphologie du siphon, nous trouvons donc de grandes similitudes avec ceux décrits chez *C. mucronifera*.

La première mue n'a pas été observée. La deuxième, comme chez *C. mucronifera*, intervient sans qu'il y ait rupture de la connexion respiratoire. La mise en place des structures propres au stade III se fait progressivement dès la fin de la vie du stade II. On peut alors voir, sur la larve, se superposer les éléments du stade II et ceux du stade III. On note en premier l'apparition des fentes stigmatiques de la larve III puis celle des pièces huccales. Au moment de la mue proprement dite, l'exuvie se sépare en deux parties très inégales. La portion anté-

Source : MNHN, Paris

rieure, qui comprend tout le tégument et les pièces buccales du stade II, est rejetée à l'extérieur du siphon à la paroi duquel elle adhère. La portion postérieure, réduite aux stigmates, tombe dans le siphon et se retrouve contre la partie interne de la paroi. La jeune larve III présente des fentes stigmatiques postérieures bien individualisées, mais peu sclérifiées. Le tubercule stigmatique en particulier est encore simplement tégumentaire et ne se sclérifie que les jours suivants. Les pièces buccales, en revanche, sont déjà assez bien sclérifiées. L'ébauche des pièces buccales n'apparaît donc qu'après celles des fentes stigmatiques mais leur sclérification, plus rapide, s'achève la première.

Hématophage au début de sa vie (la larve I montre un tube digestif de couleur jaune pâle et translucide), le parasite devient ensuite stéatophage.

L'examen microscopique du contenu de la partie antérieure de l'intestin des larves II et III laisse reconnaître les caractéristiques des cellules du corps gras de l'hôte (avec leur énorme vacuole centrale et leur cytoplasme en forme d'anneau périphérique) et parfois des fragments de trachées. Dans la partie antérieure du tube digestif, le contenu est jaune clair — comme le corps gras. Dans la partie postérieure, l'intestin contient des boulettes de couleur jaune orangé vif; ces formations, observées en contraste de phase interférentielle, apparaissent constituées de gouttelettes de toute taille; on n'y reconnaît aucun élément solide, encore moins cellulaire. Elles se dissolvent presque totalement dans l'acétone. L'ensemble de ces observations montrent que ces formations proviennent de la digestion du corps gras; la couleur jaune orangé vif provient, sans doute, de la concentration des pigments.

Ces boulettes sont rejetées par la larve dés le début du deuxième stade. On peut effectivement, à la dissection des hôtes, les voir sortir de l'anus situé en lisière du siphon. Ces rejets d'excréments, d'abord faibles, s'intensifient progressivement tout au long de la vie du stade II et particulièrement sur la fin de celle du stade III. Ils forment alors, autour du siphon, d'importants dépôts jaune orangé plus ou moins lâches et dilacérables, dont certaines portions peuvent se détacher et être disséminées dans la cavité générale de l'hôte. Ces formations caractéristiques avaient été remarquées par ZAKHVATKIN (1954 : 259). L'origine excrémentielle de ces dépôts, attestée par l'observation directe de leur sortie hors de l'anus, est confirmée par l'analogie de leur couleur et de leur aspect microscopique avec ceux des boulettes contenues dans la partie terminale de l'intestin et leur égale solubilité dans l'acétone.

Le rejet progressif, continu, dès le début de la vie de la larve II, d'excréments autour du siphon est l'un des aspects remarquables de la vie d'*Acemyia acuticornis* et des autres *Acemyiina* que j'ai étudiés.

La phase de sarcophagie, traversée à la fin de la vie de *Ceracia mucronifera*, apparaît ici presque inexistante, même dans les cas de surparasitisme, comme l'atteste la faiblesse des lésions. Il est vrai que chez *C. mucronifera* la sarcophagie se manifeste soit dans le cas d'hôtes adultes de grande taille, au sortir de l'hiver, soit en été mais dans des hôtes larvaires de petite taille; alors que les hôtes d'*A. acuticornis*, de taille moyenne, ont toujours été infestés en été. Or, nous savons que le degré de sarcophagie d'un parasite peut varier en fonction de l'état physiologique de l'hôte (DUPUIS 1963 : 282-3) et de sa taille (voir *supra*).

Les larves abandonnent l'hôte en perforant des membranes diverses, notamment les membranes pleurales de l'abdomen (voir Tableau XV).

Ces lieux de sortie ne diffèrent pas de ceux notés dans le cas de *C. mucronifera*.

Les pupes obtenues fin octobre ne donnent des imagos que l'année suivante. L'hivernage a lieu, dans le sol, au stade pupal.

c. *Interactions dans le couple hôte/parasite.*

La formation d'un siphon et le cas échéant de capsules hémocytaires (voir p. 116) atteste la réalité des réactions de l'hôte à la présence du parasite.

Chez *Acemyia acuticornis*, espèce polyphage, l'intensité des réactions d'encapsulement varie selon l'hôte considéré. Dans la majorité des hôtes signalés (voir *supra*), les réactions sont faibles, voire accidentelles ou relèvent du surparasitisme.

La phase de sarcophagie étant quasi nulle, les lésions occasionnées à l'hôte sont faibles. Le corps gras a pu être exceptionnellement réduit, notamment dans le voisinage des larves, lorsque les parasites hébergés sont nombreux. Il n'y a pas de trace de mélanisation dans le corps de l'hôte, preuve de l'absence de blessure. Il est impossible de distinguer sur le terrain, d'après leur vigueur, les individus parasités des individus sains.

L'influence de ce Tachinidé sur l'appareil génital de l'hôte et sur sa physiologie n'a été étudiée qu'assez fragmentairement. ZAKHVATKIN (1954) parlait d'une castration parasitaire.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU XV. — **Localisation des trous de sortie des larves**

Lieu de sortie	Nombre de cas
Membrane collaire (partie latérale)	1
Membrane pro-mésothoracique	1
Membrane articulaire mésocoxale	1
Membrane articulaire métacoxale	3
Membrane pleurale du segment abdominal II	15
Membrane pleurale du segment abdominal III	25
Membrane pleurale du segment abdominal IV	9
Membrane pleurale du segment abdominal V	3
Membrane pleurale du segment abdominal VI	1

Mes observations, effectuées dans des conditions indéterminées, aont, au moins en apparence, contradictoires.

Certains bôtes, hébergeant même plusieurs parasites âgés, montraient des ovocytes vitellins, voire des ovules à terme et normaux dans les ovarioles ou les oviductes. D'autres fois, en présence d'une seule larve III, les femelles montraient des signes de dégénérescence de leurs ovocytes âgés (floculation du vitellus, perte de turgescence, chambre ovocytaire flétrie), ou présentaient un appareil génital juvénile (ovocytes basaux petits, non vitellins).

Il faut vraisemblablement voir, dans ces observations discordantes, le résultat de l'hétérogénéité, au moment de l'infestation, de la population parasitée quant au degré de l'évolution de l'activité génitale des individus. Il y a de fortes chances pour que, dans certains cas, l'action du parasite se soit située lors d'une phase prépubertaire de l'activité génitale (certaines femelles saines étaient à l'état nymphal ou fraîchement imaginalisées), alors que dans d'autres, l'action a été post-pubertaire (ovules sains déjà dans les oviductes). En outre, certaines femelles parasitées, qui montraient des ovocytes vitellins dans les ovarioles et dans les oviductes, ne renfermaient que des exuvies. Chez celles-ci, le développement ovocytaire est peut-être postérieur à la sortie des parasites et la castration ne serait pas irréversible.

D'après ZAKHVATKIN (1954), aucun bôte ne survit à la sortie des larves. Personnellement j'ai fréquemment observé la mort de l'hôte deux ou trois jours après la sortie des larves, mais également rencontré en octobre-novembre des bôtes parasités qui n'hébergeaient plus que des exuvies. Je n'ai pu préciser la durée exacte de la survie ni l'importance de la population survivante dont l'existence est indéniable.

d. *Caractéristiques du cycle d'*Acemyia acuticornis.

Mes observations, jointes à celles de ZAKHVATKIN (1954), permettent d'avoir une idée assez précise de l'histoire naturelle d'*Acemyia acuticornis*, qui dans ses grandes lignes est similaire de celle de *Ceracia mucronifera*. Cela est vrai pour les modalités de l'infestation et du comportement de ponte comme pour la vie endoparasitaire.

Source : MNHN, Paris

Il existe cependant des divergences. *A. acuticornis* diffère de *C. mucronifera* par :

1° Son biotope situé au niveau de la strate herbacée,

2° Sa période de vol estivale, voire automnale, ce qui se traduit par l'infestation d'hôtes essentiellement à l'état imaginal,

3° Sa polyphagie naturelle,

4° Le nombre plus faible d'œufs déposés et un grégarisme larvaire plus limité,

5° Son hivernage au stade nymphal.

II. BIOLOGIE DE *MYIOTHYRIA BENOISTI* MESN.

Le genre *Myiothyria* Van Der Wulp 1890 comporte diverses espèces dont l'étude est récente. A l'heure actuelle, on en connaît trois, élevées d'Orthoptères [1]. Il s'agit de :

Myiothyria (*Pamphagophaga*) *gomerana* Enderlein obtenu du Pamphagidé : *Acrostira bellamyi* aux Iles Canaries par ENDERLEIN (1930 : 44) [2];

M. nigrita Kugler élevé du Pamphagidé *Eremothmetis carinatus* en Israël par KUGLER (1963);

M. benoisti Mesnil élevé de *Pyrgomorpha conica* en France par LÉONIDE (1963 *b*).

Pour les deux premières espèces, hormis le fait de parasitisme et l'identité des hôtes, aucune donnée biologique n'a encore été établie.

Myiothyria benoisti a été décrite par MESNIL (1959) du Maroc. J'ai élevé ce Diptère de *Pyrgomorpha conica* (Oliv.) [*Caelifera Pyrgomorphidae*] provenant de diverses localités provençales (Marseille, Simiane, Pertuis, Le Tholonet). J'ai pu établir quelques points de sa biologie dont les traits essentiels, inédits, ont été publiés dans une note préliminaire (1963 *b*). Ces données sont fragmentaires mais intéressantes car cette espèce est la première du genre dont la biologie soit précisée. Elles portent sur la vie endoparasitaire. Les imagos obtenus l'ayant été occasionnellement par élevage à partir de l'hôte, la vie imaginale est ignorée. Aucun œuf n'a été trouvé sur le corps des Acridiens.

La vie des trois stades larvaires est semblable à celle d'*Acemyia acuticornis*.

Le stade I vit sans fixation dans l'hémocœle de l'hôte, se nourrissant d'hémolymphe et s'accroissant sensiblement. La mue intervient avant la fixation. Les exuvies I se rencontrent en divers points de la cavité thoraco-abdominale, voire de la cavité céphalique, toujours éloignées du siphon respiratoire.

La larve II, après une période de liberté, s'attache à une trachée sur laquelle s'édifiera le siphon. La siphonogenèse est induite chez l'hôte larvaire. Le lieu de fixation — dans les 7 cas observés — a été le tronc trachéen issu du stigmate pro-mésothoracique.

La mue se produit sans rupture de la connexion respiratoire et l'exuvie II se trouve incorporée dans la paroi du siphon, le tégument exuvial accompagné des pièces buccales à l'extérieur, les stigmates à l'intérieur.

D'importants dépôts jaunâtres, dont l'origine excrémentielle a été établie en partie de la même manière que chez *A. acuticornis*, bordent le pourtour du siphon et attestent la stéatophagie des larves fixées.

Les larves mûres abandonnent l'hôte en perforant les membranes pleurales des segments abdominaux (IV à VI en particulier).

Les lésions occasionnées, chez l'hôte de petite taille, sont parfois importantes. J'ai pu recueillir une pupe de 30 mg d'un hôte de 45 mg. Cela représente le rapport pondéral (0,7) le plus élevé que j'ai noté chez un *Acemyiina*. Dans cet exemple, le corps gras était totalement détruit, de nombreuses traces de mélanisation parsemaient la cavité générale de l'hôte révélant les multiples lésions subies ; l'hypoderme dévoré laissait apparaître la cuticule transparente. De telles lésions témoignent de l'existence d'une phase de sarcophagie notable à la fin de la vie larvaire du parasite. L'hôte ci-dessus, prostré, l'abdomen dilaté par la présence de la larve III n'a pas survécu vingt-quatre heures à la sortie du parasite. Lorsque l'hôte est grand (stade plus

1. Récemment BLACKITH (1967 : 93) a obtenu d'Orthoptères *Eumastacidae* une espèce ou un complexe d'espèces voisines de *Myiothyria fergusoni* Malloch.

2. MESNIL (1965 : 791) pense que *M. gomerana* Enderl. serait synonyme de *M. acuminata* décrit par BECKER (1908 : 113).

Source : MNHN, Paris

âgé), le rapport pondéral tombe en dessous 0,5 et les lésions sont plus faibles. La musculature, l'hypoderme peuvent être indemnes, le corps gras à peine réduit, la survie possible.

La biologie de ce Diptère offre diverses particularités.

Ce parasite, au moins pour la génération observée, accomplit son cycle dans un hôte larvaire.

La phénologie est mal connue, toutefois mes observations laissent entrevoir l'existence d'un développement hivernal de ces parasites dans *Pyrgomorpho conica* dont le cycle est singulier. Chez cet Acridien, la ponte a lieu en mai-juin; les larves éclosent à la fin de l'été, passent l'hiver en se développant lentement et deviennent adultes au printemps suivant (Grassé 1924 : 46; Chopard 1952 : 222); cela est vrai à basse altitude et en Provence (Dreux 1962 : 715). On rencontre le parasite au premier stade larvaire, dans l'hôte au stade II et III, en décembre et janvier. Les œufs de *M. benoisti* ayant disparu — à la mue de l'hôte vraisemblablement — l'infestation, plus précoce, doit s'effectuer dès l'éclosion des Criqueta et le développement se poursuit en hiver. J'ai obtenu des larves mûres et des pupes en janvier et en février, des imagos de janvier à mars. La température du laboratoire ne peut être impliquée dans ce développement hivernal, des pupes ayant été recueillies, en février, le lendemain de la récolte des hôtes sur le terrain.

Le cycle hivernal de *M. benoisti* est corrohoré par la découverte, en avril, de *P. conica* n'hébergeant plus que des exuvies. Notons que cela atteste également l'existence, dans la nature, d'une survie des hôtes à la sortie des parasites.

J'ignore ce que deviennent les Mouches écloses en hiver. J'ai obtenu des pupes et des adultes au début juin d'une nymphe de *Chorthippus* sp. L'infestation de cet Acridien n'a pu se produire qu'à une époque comprise entre la date de sa capture (29 mai) et celle de son éclosion (fin avril, début mai). Les imagos qui ont contaminé cet hôte sont-ils ceux provenant des *P. conica* et éclos en mars? Je n'en ai aucune preuve, mais quelle que soit l'origine de ces imagos, la période de ponte de cette deuxième génération est très précoce dans le printemps.

Les quelques données que j'ai rassemblées sur la phénologie de *M. benoisti*, établies par dissection des hôtes, démontrent le déroulement hivernal d'une partie du cycle de ce Diptère plurivoltin. A notre latitude, un tel cycle est exceptionnel parmi les *Acemyiina*, comme parmi les autres Diptères acridiophages. Faut-il voir là un exemple intéressant de synchronisation des cycles parasite-hôte? Cela est probable, mais non démontré.

M. benoisti est probablement polyphage. Deux hôtes, *P. conica* et *Chorthippus sp.*, appartenant à deux familles différentes, sont déjà connus; il peut en exister d'autres dont certains sont présumés tel *Acrotylus insubricus* (Scop.) qui passe souvent l'hiver à l'état adulte en Provence (Chopard 1952 : 257; Dreux 1962 : 715; observations personnelles). J'ai, à deux occasions, rencontré dans cet hôte, au mois de mars, des larves I d'*Acemyiina* similaires à celles de *M. benoisti*.

D. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES *ACEMYIINA*

La propagation de *Ceracia mucronifera* et d'*Acemyia acuticornis* au laboratoire m'a permis de reconnaître, dans des conditions déterminées, bien des aspects de la vie imaginale et larvaire de ces Diptères. Ces investigations ont fait accomplir un réel progrès à la connaissance des *Acemyiina*. Ces résultats, joints à ceux plus fragmentaires de mon étude sur *Myiothyria benoisti* et des études de mes prédécesseurs sur *Acemyia acuticornis*, *Ceracia dentata*, *Euacemyia tibiatis*, *Hemithrixion oestriforme*, sont maintenant suffisants pour que je puisse préciser les particularités biologiques et parasitologiques des *Acemyiina*.

Leur vie se définit par quelques caractères propres et par d'autres communs à différents Diptères; leur somme confère à la biologie des *Acemyiina* sa véritable individualité. C'est cet ensemble de faits biologiques que je rappellerai.

Les imagos montrent une précoce maturité sexuelle. Les femelles, dont tous les œufs sont mûrs dès l'imaginalisation, s'accouplent nécessairement dans les premières heures de leur vie avec des mâles généralement plus âgés, et ayant émergé les premiers (il y a protandrie). Elles présentent une période de gestation qui se confond avec les délais d'incubation des œufs accumulés, dès le coït, dans un utérus tubulaire, allongé et spiralé. Leur fécondité est de l'ordre de 100 à 200 œufs.

Source : MNHN, Paris

Les œufs courts, macrotypes, plan-convexes sont collés, complètement incubés, sur le corps de l'hôte. Le comportement de ponte est simple; la femelle se jette sur l'hôte et y dépose ses œufs du bout de son abdomen. Les œufs sont placés isolément ou en série sur les faces découvertes les plus diverses du corps, en particulier, les plus accessibles.

La plupart des espèces sont plurivoltines. Leur période d'activité peut se situer, selon les cas, au printemps, en été, en automne et même en hiver.

L'éclosion et la pénétration dans l'hôte s'effectuent, dès le dépôt des œufs, par perforation active du chorion et du tégument sous-jacent.

Selon la localisation des œufs, les larves néonates doivent accomplir un long parcours avant de parvenir dans la cavité thoraco-abdominale où elles se rassemblent.

Les larves peuvent être grégaires ou solitaires. La larve I est libre et hémstophage. La larve II, après une période de vie non fixée, s'établit sur une trachée.

L'édification du siphon s'effectue indifféremment chez l'hôte larvaire ou imaginal. Sauf exceptions, la fixation a lieu au voisinage de l'atrium des troncs trachéens; les plus utilisés sont ceux issus des atigmates pro-mésothoraciques et des premiers atigmates abdominaux. Mais cette localisation préférentielle n'exclut pas l'insertion sur les ramifications trachéennes du thorax et de l'abdomen.

La larve II mue sans abandonner le siphon respiratoire; l'exuvie II est incorporée dans la paroi de ce dernier.

Pendant la période de vie fixée, la nutrition est hémato-stéstophage; une phase de sarcophagie, d'importance variable selon les espèces, peut exister à la fin de la vie trophique du parasite. Il n'y a pas formation de cordons de déjection. Les excréments sont éliminés tout au long de la vie des stades II et III, sous forme de houlettes jaune orangé qui s'accumulent autour du bord libre du siphon. Cette élimination progressive (et qui va en s'intensifiant au fur et à mesure de la croissance larvaire) des excréments dans le corps de l'hôte est l'un des aspects particuliers de la biologie des *Acemyiina*.

Les larves, au terme de leur développement, abandonnent l'hôte en perforant des membranes intersegmentaires, souvent au niveau de l'abdomen (région postérieure de la membrane articulaire métacoxale, membranes pleurales).

L'hivernage a lieu dans le sol au stade nymphal et chez certains *Ceracia*, dans l'hôte, au premier stade larvaire.

L'action des parasites sur l'hôte, variable selon l'espèce, est rarement négligeable. Les réactions de l'hôte à la présence des *Acemyiina* se manifestent, outre la siphonogenèse, par des réactions de défense pouvant aboutir à l'encapsulement des larves.

La spécificité parasitaire des *Acemyiina* donne lieu aux constatations suivantes :

1° Ceux de ces Diptères actuellement étudiés apparaissent inféodés aux *Acridoidea*. J'ai, néanmoins, récolté une fois en Provence un *Barbitistes fischeri* hôte naturel de larves vivantes d'*Acyglossa pollinosa* et d'une larve I d'*Acemyiina sp.* (non *Ceracia*) vivante, mais présentant des traces de mélanisation et entourée d'une capsule hémocytaire incomplète. Vu le parasitisme simultané, ce cas n'autorise pas de conclusion certaine sur l'adaptation de l'*Acemyiina* en question à cet hôte, apparemment anormal puisqu'appartenant aux *Ensifera*.

2° Les femelles, sous réserve qu'elles s'attaquent à un Acridien, présentent, en général, un comportement polyxénique. De ceci témoigne la polyphagie naturelle d'*Acemyia acuticornis*, *A. tibialis*, *Myiothyria benoisti* (2 hôtes connus de familles différentes) et *Ceracia dentata* ainsi que l'obtention *in vitro* de la ponte de *C. mucronifera* sur une grande variété d'Acridiens et même, en un seul cas, sur un Ensifère (*Barbitistes*).

Dans le cas de cette dernière espèce, la monophagie observée dans la nature, ressortirait à la non concordance micro-spatiale de l'hôte — *Anacridium aegyptium* — et du parasite.

3° Les larves présentent selon les cas des exigences plus ou moins strictes.

Acemyia acuticornis s'établit avec succès chez tous les Acridiens qu'attaque naturellement la femelle.

Acemyia sp. (de Provence) se développe également dans de nombreux Acridiens hôtes naturels, à l'exception régulière d'*Oedaleus decorus*. Tous les *Oedaleus* de la nature portant des œufs ne renferment dans leur cavité thoraco-abdominale que des larves I mortes encapsulées et mélanisées et n'y ayant atteint, tout au plus, que la moitié de la taille maximale de ce stade.

Source : MNHN, Paris

Pour ces deux espèces, je ne dispose pas de données sur le sort des larves chez des hôtes expérimentaux.

Ceracia mucronifera se développe régulièrement chez *Anacridium aegyptium*, unique hôte sur lequel la femelle ponde dans la nature, mais se développe de même tout à fait normalement dans la plupart des Acridiens sur lesquels la femelle accepte de pondre *in vitro*. Dans le seul cas où cette Mouche a pondu sur un Ensifère, ses larves ont échoué (voir *supra*).

*
* *

Le « groupe parasitique » et la position systématique des *Acemyiina* doivent être révisés.

L'extrême diversité des modalités de ponte rencontrées chez les Tachinaires ont conduit certains auteurs, en particulier Townsend (1908) et Pantel (1910), à établir une subdivision en groupes « parasitiques » définis par les caractères de l'anatomie génitale et la physiologie de la ponte.

Dans le système le plus classique — celui de Pantel —, le groupe I [dans lequel cet auteur (1910 : 37) place à part le *Thrixion halidayanum* Rond., seul *Acemyiini* biologiquement connu à cette époque] comprend les espèces « ovipares *sensu strictori* » à « œuf court, macrotype, de dimensions toujours relativement considérables, à utérus postérieur toujours conformé en simple conduit de passage pour les œufs; ceux-ci collés par la mère sur le corps de l'hôte ». *Ceracia mucronifera*, *Acemyia acuticornis* et les autres *Acemyiina*, par leurs œufs courts, macrotypes, placés sur le corps de l'hôte pourraient relever de ce groupe. Cependant ces Diptères possèdent un utérus allongé dans lequel les œufs, mûrs dès l'imaginalisation, descendent et sont incubés. L'utérus ne peut avoir la valeur d'un simple conduit d'évacuation mais bien celle d'un organe d'incubation. En ces conditions, les *Acemyiina* ne peuvent appartenir au groupe I de Pantel.

Ils ne peuvent pas non plus relever des « Ovipare Arten » de Herting (1960), car ces espèces ne sont pas ovipares mais ovolarvipares, et la ponte — pour utiliser les termes de Dupuis (1963 : 201) — « subordonnée à nn degré défini d'incubation des germes », n'est pas uniquement déclenchée par le contact avec l'hôte.

Nous ne connaissons pas actuellement les modalités exactes de la ponte de tous les *Acemyiina*, mais, comme il n'est pas douteux que cette sous-tribu représente un groupe taxinomiquement homogène, les caractères particuliers à *Ceracia mucronifera* et à *Acemyia acuticornis* posent nécessairement deux questions : celle de l'homogénéité des *Exoristinae* auxquels se rapportent actuellement les *Acemyiina* soit celle de l'appartenance des *Acemyiina* aux *Exoristinae*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

LES *ORMIINI*

ÉTUDE DE *PLESIOŒSTRUS LEONIDEI* MESNIL

SOMMAIRE

Pages

A. TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR LES *ORMIINI* 123
I. Taxinomie et répartition géographique 123
II. Biologie 125
B. RECHERCHES PERSONNELLES SUR *PLESIOŒSTRUS LEONIDEI* MESN. 126
I. Morphologie préimaginale 126
II. Biologie 131
1. Chorologie 131
2. Phénologie 132
3. Vie préparasitaire 132
4. Vie endoparasitaire 133
5. Vie post-parasitaire 134
6. Interactions dans le couple hôte/parasite 135
7. Spécificité parasitaire 136
C. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES *ORMIINI* 137

A. TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR LES *ORMIINI*

Les *Ormiini* sont des Tachinaires qui se caractérisent par leurs yeux volumineux, leur tégument jaune testacé, leurs antennes courtes et globuleuses, leur prosternum saillant en forme de « ballon », leurs fémurs renflés à la base. Ces caractères ne constituent évidemment pas une diagnose à laquelle s'ajouteraient les données chétotaxiques mais représentent les principaux éléments d'un habitus remarquable.

Faute d'informations suffisantes sur la biologie et la morphologie préimaginales, ces Diptères n'ont pu encore être réunis dans un groupe homogène et naturel.

Je vais d'abord tenter de préciser la composition et la position de la tribu des *Ormiini*. J'indiquerai ensuite la répartition géographique de ces Diptères et les quelques renseignements biologiques qui ont été établis.

I. TAXINOMIE ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Les *Ormiini* constituent une tribu dont la composition n'est pas définitivement fixée. Tavares (1964), qui a entrepris une étude de la morphologie imaginale en vue d'une révision de ce taxon, reconnaît que son statut même n'est pas complètement précisé.

Sa position taxinomique a subi de nombreuses variations et ses rapports avec les autres Tachinidés ne sont pas clairs. Certains auteurs ont placé ces Diptères en marge des Tachinidés.

Source : MNHN, Paris

Ainsi VILLENEUVE (1916 et 1925 : 2) avait constitué le groupe des Tachino-œstridés [1] et SÉGUY (1928 : 100) celui des Œstrocalliphorinés qu'il plaçait parmi les Calliphorinés. « Tachino-œstridés et Œstrocalliphorinés » sont des termes éloquents qui laissent voir les difficultés qu'ont éprouvé leurs auteurs à assigner aux *Ormiini* une place dans la systématique des Myodaires supérieurs.

Ces difficultés tiennent, comme l'a fait remarquer THOMPSON (1963 : 529), à la nature isolée de ce groupe : « We really have no clue to the taxonomic relation-ships of this little group which is s striking example of the island like nature of the tachinid categories. »

Les genres que l'on réunit actuellement — v. *infra* — dans la tribu des *Ormiini* étaient dispersés parmi les Œstridés de BRAUER (1863) et de TOWNSEND (1936, III : 97-102 et 112-115; 1938, VII : 231-7 et 256-272). Chez cet auteur, ils se rencontrent dans sa tribu *Ormiini* constituée des genres *Ormia* R.D., *Euphasiopteryx* T.T., *Ormiophasia* T.T., *Phasioormia* T.T., *Homotrixa* Vill. et dans celle de ses *Aulacephalini* qui compte 11 genres parmi lesquels : *Aulacephala* Macq., *Plesiocestrus* Vill., *Xystomima* Vill.

VAN EMDEN (1944 : 415) se résout à placer le genre *Aulacephala* Macq. parmi les *Phasiinae*.

DUPUIS (1953 *a* : 417) note que la position assignée au genre *Aulacephala* par VAN EMDEN s'explique à la rigueur par les grandes difficultés de classement de ce genre aberrant, mal connu à bien des égards et qui laisse perplexes tant de diptérologistes. DUPUIS (*l.c.*) insiste sur la ressemblance étroite entre les larves d'*Aulacephala* (décrites par GRUNIN 1948) et celles de divers *Ormiini* figurées par TOWNSEND (1942, fig. 220-223, 226, 331-333); considérant qu' « il n'y a pour ainsi dire aucune probabilité qu'il puisse s'agir d'une simple convergence, car les caractères communs sont exceptionnels, sinon uniques, chez les Tschinaires », il reconnaît l'entrée du genre *Aulacephala*, parmi les *Ormiini*, déjà préconisée par MALLOCH (1929, 1932 : 312), comme définitive.

VERBEKE (1962 : 125) réunit également, après étude des genitalia, sous le nom d' « Ormiinés » et dans le groupe *Ormia-Aulacocephala*, les genres *Ormia, Aulacocephala, Euphasiopteryx* et *Xystomima*.

En 1953, NUTTING découvre l'acridiophagie d'*Euphasiopteryx brevicornis* (TOWN.) et décrit sa larve. UEDA (1960 : 14-18) décrit celle d'*Aulacephala hervei* Bequaert, THOMPSON (1963) celle d'*Ormia punctata* R.D. La comparaison de ces larves confirme la similitude entre les *Ormiini* et le genre *Aulacephala*.

Les renseignements que j'spporte sur *Plesiocestrus leonidei* (qui est un *Aulacephalini, sensu* TOWNSEND) permettent de faire un nouvesu pas dans le sens du rapprochement *Ormiini-Aulacephalini*. En effet, la morphologie préimaginale de cette espèce (voir p. 128) est extrêmement semblable à celle d'*Aulacephala* et d'*Euphasiopteryx brevicornis*. Mais surtout, la découverte de l'acridiophagie de *P. leonidei* démontre que la similitude des *Aulacephalini* et des *Ormiini* est non seulement valable sur le plan de la morphologie larvaire mais encore sur celui de la biologie.

A l'heure actuelle, les Diptères *Ormiini* et *Aulacephalini* (*sensu* TOWNSEND) [2] doivent être réunis dans la tribu *Ormiini* (*sensu lato*). Mais tous les genres de TOWNSEND ne peuvent y entrer; la composition de la tribu se précisera au fur et à mesure des recherches nouvelles. TAVARES (1962, 1964, 1965 *a*, *b*, *c*) a montré l'étroite parenté des genres *Euphasiopteryx, Ormia, Ormiophasia*. En revanche, THOMPSON (1963 : 455) a fait des réserves quant à l'appartenance des genres *Phasioormia* et *Homotrixa* à la tribu des *Ormiini*. Les genres *Eutrixa* et *Rondaniocestrus*, qui, d'après TOWNSEND (1936, III : 114), ont été élevés respectivement d'un *Phyllophaga* et d'*Apis*, n'appartiennent vraisemblablement pas aux *Ormiini*.

D'après les résultats des études morphologiques et biologiques, les genres *Euphasiopteryx, Ormia, Ormiophasia, Aulacephala, Plesiocestrus* peuvent présentement entrer dans la tribu des *Ormiini* (*sensu lato*).

Quant à la position de cette tribu, qu'actuellement l'on rapproche ou l'on intègre aux *Echinomyiinae* (cf. VERBEKE 1962 : 125; HERTING 1963 *in litt.*), je pense (après VERBEKE *l.c.*) qu'il serait souhaitable, si l'on veut établir une systématique nsturelle, de l'ériger su rang de sous-famille dont l'indépendance trouverait ses fondements dans l'unité que lui confèrent la morphologie particulière des larves et l'scridiophagie.

1. VILLENEUVE (1914) lorsqu'il décrivit le genre *Plesiocestrus* le plaça dans le groupe des « *Œstridae dubiosae* ».

2. Et sans doute *Glaurocarini* (voir *infra*).

Source : MNHN, Paris

Il y a lieu de parler ici du Tachinidé *Glaurocara flava* Thoms. élevé par SWAINE (1964 : 342) d'une Sauterelle et étudié par CROSSKEY (1965).

Cette espèce s'apparente aux *Ormiini* par la morphologie du planidium (bien que les crochets buccaux soient distincts, ce qui n'est pas le cas des *Ormiini*) et des autres stades préimaginaux, par la couleur jaune rouge de l'imago, l'identité du mode de vie, la position taxinomique de l'hôte qui est un Ensifère. Cependant la morphologie imaginale de *G. flava* diffère de celle des *Ormiini* par l'absence de saillie prosternale. Comme nous ne savons pas quelle est la valeur exacte de ce caractère dans la diagnose de la tribu, il est difficile de se prononcer sur la position taxinomique de *G. flava*.

TOWNSEND (1936, III : 94-97) le plaçait dans sa tribu des *Glaurocarini* au voisinage de ses *Ormiini*. VERBEKE (1962 : 132) le rangeait, sous le nom de *Œstrocharis*, dans ses *Echinomyiinae*, non loin des *Ormiinae-Aulacephalinae*. CROSSKEY (1965 : 215-216) pense que *G. flava*, et peut-être les *Glaurocarini*, pourront, sans doute, être inclus aux *Ormiini* lorsqu'une révision de cette dernière tribu interviendra.

Quoi qu'il en soit, SWAINE (1964) et CROSSKEY (1965) ont apporté la preuve de l'acridiophagie des *Glaurocarini* ce qui — à mon avis — rend très probable leur parenté avec les *Ormiini*, déjà attestée par l'identité de la morphologie des stades préimaginaux (v. *infra*).

Des imagos d'*Ormiini* ont été signalés en Amérique (Argentine, Brésil, Guyane, Mexique, États-Unis, Amérique Centrale : cf. TOWNSEND 1912, 1936; REINHARD 1922; WOLCOTT 1940; SABROSKY 1953; TAVARES 1962, 1964, 1965 *a*, *b*, *c*), en Asie (Japon, Chine, Indochine, Inde, Sumatra : cf. TOWNSEND 1936, UEDA 1960), en Afrique centrale et du Sud (TOWNSEND 1936, VERBEKE 1962, MESNIL *in litt.*), à Madagascar (MESNIL *in litt.*), et en Australie (PARAMONOV 1955 : 125-130).

En Europe aucun représentant de cette tribu n'était connu (THOMPSON 1963) et, ni SÉGUY (1928), ni HERTING (1960) ne font mention de ces Tachinidés [1].

Glaurocara flava, signalé de l'île Maurice (TOWNSEND 1938, VII : 224), a été obtenu au Tanganyika par SWAINE (1964). D'autres *Glaurocara* sont connus d'Éthiopie (EMDEN 1960 : 354), des Célèbes, de Bornéo, Sumatra, Malaisie (CROSSKEY 1961).

II. BIOLOGIE

La biologie de ces Diptères est peu connue. En fait, le mode de vie des *Aulacephalini* étant jusqu'ici ignoré, nos connaissances se rapportaient uniquement aux *Ormiini* (*sensu* TOWNSEND).

Quelques espèces ont été élevées d'Orthoptères Ensifères. Une revue de leur biologie a été donnée par SABROSKY (1953 : 167-183, 289-305).

KELLY (1914) aurait obtenu dans l'Oklahoma *Euphasiopteryx ochracea* Bigot de Grillons (SABROSKY *l. c.*). REINHARD (1922) citait cette espèce de *Gryllus assimilis* Fabr., au Texas, d'après une détermination faite par GREENE à l'aide des pupes. WOLCOTT (1940, 1951) éleva *Euphasiopteryx australis* (Town.) d'une Courtilière brésilienne *Scapteriscus vicinus* Scud. D'après cet auteur, E. G. SMYTH aurait eu cette espèce ou une espèce voisine d'une Sauterelle (*Neoconocephalus sp.*). Il s'agissait là d'observations isolées, succinctes, certes convergentes, mais dont aucune n'apportait une assurance convaincante.

En 1953, NUTTING réunit d'intéressantes données sur *Euphasiopteryx brevicornis* parasite, dans la région du Massachussets, de la Sauterelle *Neoconocephalus robustus* (Scudder) et peut-être *N. ensifer* (Harris). Sa publication comporte divers commentaires biologiques constituant la première preuve valable de l'acridiophagie de ces Tachinidés qui, par contrecoup, accrédite les observations précédentes.

Les grandes lignes de la vie endoparasitaire d'*Euphasiopteryx brevicornis* sont les suivantes. La larve I, qui est un planidium (ce qui laisse présumer la larviparité de la femelle), pénètre, sans doute, dans l'hôte par ses propres moyens. Elle ouvre à travers les membranes pleurales de l'abdomen un pore respiratoire (secondaire) et induit en ce lieu la formation d'un

1. VERBEKE (1962 : 125) citait la capture de *Xystomima umbrinervis* Vill. par MARLEY en 1915 à « Clairmont France », mais récemment cet auteur (*in litt.*) a émis l'opinion que le *X. umbrinervis* de MARLEY serait peut-être originaire de « Claremont » en Afrique du Sud (MESNIL possède le type de cette espèce capturé par MARLEY à Durban, Natal, le 16 juillet 1916), mais certainement pas de France comme il l'avait pensé tout d'abord.

Source : MNHN, Paris

siphon en forme de sac, clos au début de la vie larvaire. Plusieurs larves peuvent se développer dans un hôte et pas obligatoirement à la même vitesse. Les larves mûres sortent en perforant le tégument au voisinage de leur siphon et se transforment en pupe dans le sol. La période nymphale est de l'ordre de onze à douze jours. *E. brevicornis* n'a été obtenu que d'Ensifères de sexe mâle.

La biologie de *Glaurocara flava* (cf. Crosskey 1965) élevée par Swaine (1964) de l'Ensifère *Homorocoryphus nitidulus vicinus* Walker ne diffère guère de celle d'*Euphasiopteryx brevicornis*. La femelle est larvipare; 2 000 à 3 000 planidia cuirassés peuvent être dénombrés dans l'utérus. La larve I doit s'introduire dans l'hôte par ses propres moyens, mais les modalités de la pénétration ne sont pas connues. Elle découpe un pore respiratoire à travers les membranes pleurales de l'abdomen et induit un siphon respiratoire que Crosskey (*l. c.*) qualifie, sans en apporter la preuve, de primaire. L'exuvie I se retrouve à la base du siphon. Les hôtes parasités étaient adultes et généralement femelles.

B. RECHERCHES PERSONNELLES SUR *PLESIOŒSTRUS LEONIDEI* MESN.

I. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE

La morphologie préimaginale des *Ormiini* présente de nombreux traits saillants et se singularise particulièrement par l'allure des planidia.

Divers auteurs ont donné des descriptions plus ou moins détaillées des larves et des pupes (voir *infra*). Crosskey (1965 : 206-212, fig. 1-16) a décrit en détail les divers stades préimaginaux de *Glaurocara flava*.

Je donne ici une description des larves et du puparium de *Plesioœstrus leonidei*.

1. Le planidium (fig. 30).

Le planidium de *P. leonidei* est typique, cuirassé, assez semblable à ceux figurés par Townsend (1942, fig. 220, 220 A, 222, 226), Nutting (1953, fig. 1-4), Thompson (1963) et très semblable à ceux d'*Aulacephala maculithorax* Macq. (cf. Grunin 1948, fig. 1-4), et *A. hervei* Bequaert (cf. Ueda 1960, fig. 1-6).

Fusiforme, long de 400 à 495 µ, large de 125 à 135 µ, le tégument transparent, recouvert au niveau du thorax et de l'abdomen de plaques sclérifiées, ce planidium comprend 1 pseudocéphalon, 3 segments thoraciques et 8 abdominaux.

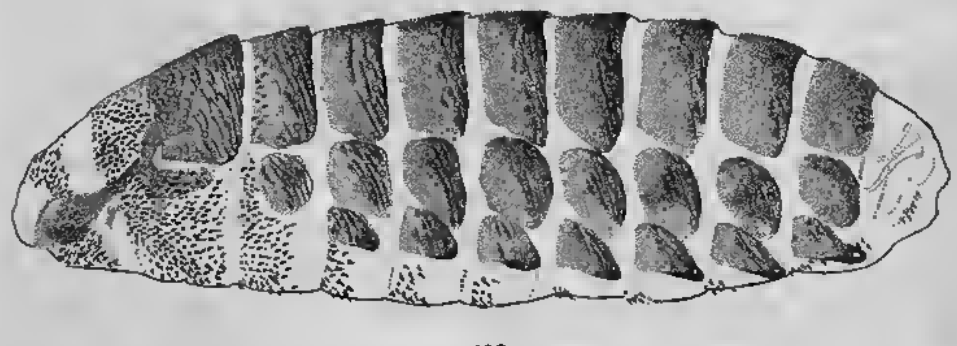

Fig. 30. — Planidium de *Plesioœstrus leonidei*, vue latérale
Noter l'allure des diverses pièces de la cuirasse, la spinulation et les stigmates postérieurs

Pseudocéphalon : avec 2 paires d'appendices sensoriels; la paire dorsale (antennes) se présente sous la forme de 2 bâtonnets bien visibles, allongés (6 × 2 µ), légèrement coniques, insérés sur une proéminence hémisphérique; les appendices ventraux, petits (0,7 à 1 µ) sont difficiles à distinguer.

Source : MNHN, Paris

Thorax : segment I avec une ceinture complète de microspinules punctiformes, très serrées, à pointes dirigées vers l'arrière. Segment II avec ceinture analogue plus large et se prolongeant dans la région médio-dorsale par une grande plaque sclérifiée (fig. 31 *a*). Segment III : la ceinture de spinules est complète mais réduite dans la région dorsale occupée par une plaque médiane et une paire de plaques latérales.

Abdomen : segments I à VII avec une demi-ceinture d'épines pointues occupant la région ventrale; région dorsale avec une plaque médiane et 2 paires de plaques latérales. Segment VIII : dorsalement les orifices stigmatiques s'ouvrent à travers un petit sclérite

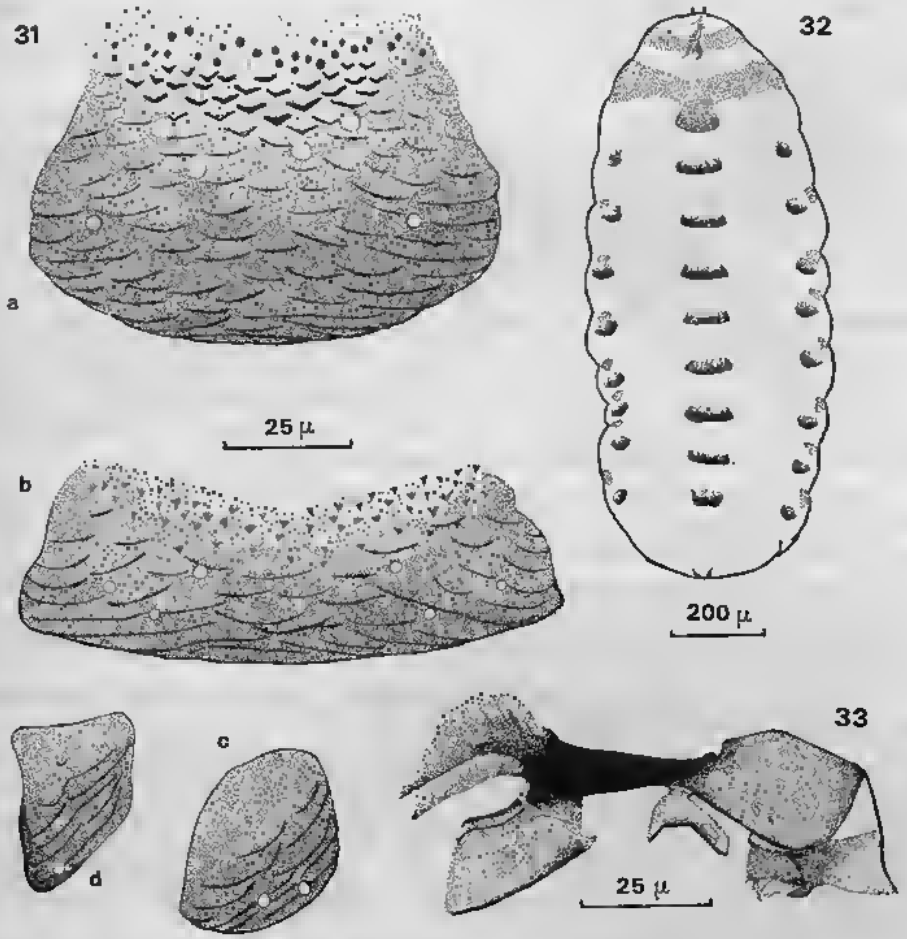

FIG. 31-33. — Planidium de *Plesiocestrus leonidei*

31. Différentes pièces de la cuirasse. Échelle commune : *a*. Première pièce dorsale. — *b*. Deuxième pièce dorsale. — *c*. Pièce latéro-dorsale. — *d*. Latéro-ventrale. — Noter les épaississements « en vague » de la sclérification et les dépressions punctiformes. — 32. Larve I après croissance, vue dorsale, montrant la dislocation de la cuirasse. — 33. Pièces buccales, vue latérale.

ovalaire perforé par 6 trous. Ce sclérite et les stigmates sont soudés et forment un ensemble que l'on retrouve non dissocié dans l'exuvie. Les troncs trachéens qui débouchent aux stigmates postérieurs (le planidium est métapneustique) sont visibles, par transparence, au niveau du dernier segment abdominal.

Ventralement, s'ouvre l'anus, en arrière du segment VII dont la spinulation s'infléchit pour contourner la papille anale. Toute la face ventrale est occupée par une spinulation fine.

Source : MNHN, Paris

On peut distinguer à l'extrémité du segment VIII, une paire de soies très courtes, à peine plus longues que les épines, et une paire aussi courte, insérée latéralement; mais l'on ne trouve ni sur la face ventrale ni sur la face dorsale de longues soies.

Chaque plaque sclérifiée de la cuirasse montre sur toute sa face externe une microsculpture dessinant des crêtes ondulantes et, sur le bord caudal, une série de dépressions punctiformes et transparentes ressemblant à des perforations ou à des pores d'insertion de soies sensorielles qui ici sont absentes. Les plaques dorsales en portent 6 (fig. 31 *b*), les plaques latéro-dorsales 2 (fig. 31 *c*) et les plaques latéro-ventrales une seule (fig. 31 *d*). Les plaques d'un segment recouvrent, par leur marge postérieure libre, la partie antérieure fixée des suivantes, formant ainsi, par imbrication, une cuirasse complète et télescopique. Chez la larve âgée, qui a subi une croissance notable et a atteint 1,1 à 1,2 mm de long, les plaques sont déboîtées, étalées les unes derrière les autres, écartées. La distance qui sépare alors deux plaques consécutives peut atteindre de 2 à 3 fois leur longueur (fig. 32). NUTTING (1953, fig. 5) a décrit le même phénomène chez *Euphasiopteryx brevicornis*.

L'armature bucco-pharyngienne, longue de 100 µ, est caractéristique des *Ormiini* (fig. 33). Les sclérites pharyngiens et les pièces intermédiaires sont soudés entre eux et constituent une paire de sclérites indivis accolés antérieurement où ils affectent la forme d'une lame verticale, subquadrangulaire à angles émoussés. En arrière, ces sclérites différencient deux courtes ailes. L'aile dorsale assez arrondie est dépourvue de prolongement antérieur. Il n'y a pas de crochets buccaux à proprement parler. Mais on distingue une série de pièces particulières d'origine énigmatique. Il s'agit d'une paire de pièces très sclérifiées situées antéro-ventralement par rapport aux lames pharyngiennes. UEDA (1960 : 18) suppose que ces pièces — chez *Aulacephala hervei* — seraient constituées par la fusion des crochets buccaux. On trouve également un sclérite impair, étroit et allongé, en position antéro-dorsale, réunissant les pièces antéro-ventrales aux lames pharyngiennes. On note aussi la présence de sclérites hypostomaux bien développés qui manquent chez *A. maculitharax* et *A. hervei*. Chez ce dernier, UEDA (*l. c.*) les suppose soudés aux sclérites pharyngiens.

La morphologie du planidium de *Plesiocestrus leonidei* s'apparente de près à celle des planidia d'*A. maculitharax* et d'*A. hervei* qui sont, au sens de TOWNSEND (1938 : 256), des *Aulacephalini*. Il existe cependant entre ces trois espèces de petites différences :

1° Les sclérites hypostomaux de *P. leonidei* n'ont pas été signalés chez les *Aulacephala;*

2° *P. leonidei* montre, sur la face dorsale du segment abdominal VIII, un sclérite à travers lequel s'ouvrent les stigmates; chez *A. hervei* il est indépendant des stigmates; il manque chez *A. maculithorax;*

3° Les longues soies portées par les faces dorsale et ventrale du VIII[e] segment abdominal des *Aulacephala* font défaut chez *P. leonidei*.

Le planidium de *Glaurocara flava* (cf. CROSSKEY 1965 : 206-209, fig. 1-6) présente des caractères communs avec les planidia d'*Ormiini*, telle la constitution similaire de la cuirasse et de la spinulation. Il y a cependant des différences : les crochets buccaux sont individualisés et la partie antérieure de l'armature bucco-pharyngienne diffère de celle des *Ormiini* bien que l'on retrouve une pièce similaire au sclérite antéro-ventral de *P. leonidei* et d'*Aulacephala;* le VIII[e] segment abdominal présente trois paires de sclérites; les stigmates postérieurs s'ouvrent à travers l'une d'elles.

Le planidium d'*Euphasiopteryx brevicornis* n'a été qu'assez sommairement décrit et figuré par NUTTING (1953 : 74-75, fig. 1-5) pour permettre une comparaison fructueuse. Je noterai cependant que sa ressemblance avec les planidia de *P. leonidei* et *Aulacephala* est marquée. L'allure générale de l'armature buccale, des plaques de la cuirasse et de la spinulation est similaire à celle des espèces ci-dessus. En particulier, la forme, l'ornementation et la distribution des plaques sont identiques à celles de *P. leonidei*. La différence essentielle réside dans l'existence — chez *Euphasiopteryx brevicornis* — de chaque côté du segment II d'un groupe de crochets « claw-like spurs » (NUTTING *l. c.*). De telles formations ont été figurées chez *E. bilimekii* B.B. par TOWNSEND (1942, fig. 223, 224).

Présentement, la morphologie des planidia d'*Ormiini s. l.* révèle à la fois de nombreux caractères communs portant sur l'allure et la distribution des plaques de la cuirasse et de la spinulation et de non moins nombreuses particularités spécifiques ou génériques. Ces ressemblances morphologiques constituent un argument important en faveur de l'existence d'un ensemble taxinomique homogène groupant *Ormiina*, *Aulacephalina*, *Glaurocarina* et formant la sous-famille des *Ormiinae* (voir *supra*).

Source : MNHN, Paris

2. **La larve II** (fig. 34).

Le stade II est une larve trapue, de taille variable avec l'âge et les individus, mesurant à terme et en moyenne 5,5 mm de long et 1,8 mm de diamètre.

Le pseudocéphalon porte un complexe maxillo-antennaire peu développé.

La spinulation est marquée, très visible chez la larve jeune et l'exuvie, elle n'apparaît presque pas chez la larve âgée, distendue. Elle comporte une ceinture complète d'épines autour des deux premiers segments thoraciques et du dernier abdominal. Sur les autres il n'y a qu'une demi-ceinture ventrale.

La larve est métapneustique; les stigmates, dont la chambre feutrée est bifurquée, débouchent par deux pores simples et subcirculaires (fig. 35).

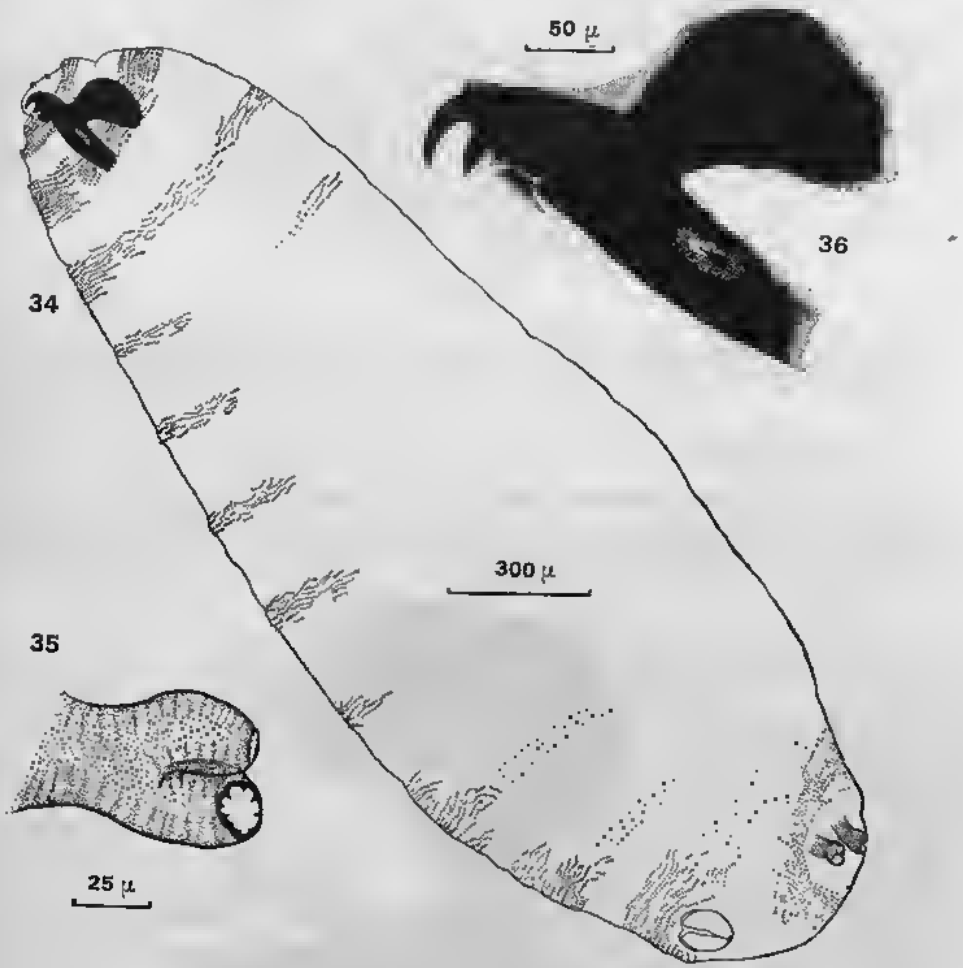

Fig. 34-36. — Larve II de *Plesiocestrus leonidei*

34. Vue latérale de la larve; noter la spinulation, l'anus et les stigmates. — 35. Un stigmate postérieur. 36. Pièces buccales, vue latérale.

Les différentes pièces de l'armature buccale (longue de 260 à 290 μ) sont soudées entre elles. On distingue une paire de crochets buccaux développés; les ailes dorsales arrondies sont assez étendues (fig. 36).

L'anus, situé sur la face ventrale et le bord antérieur de l'urite VIII, forme une papille circulaire de 100 μ de diamètre, fendue longitudinalement et bordée par la spinulation du segment, infléchie à son niveau.

Source : MNHN, Paris

Les pièces buccales et les stigmates (à la différence près qu'ils s'ouvrent par deux orifices au lieu de quatre) sont semblables à ceux figurés par CROSSKEY (1965, fig. 7 et 8) chez *Glaurocara flava*.

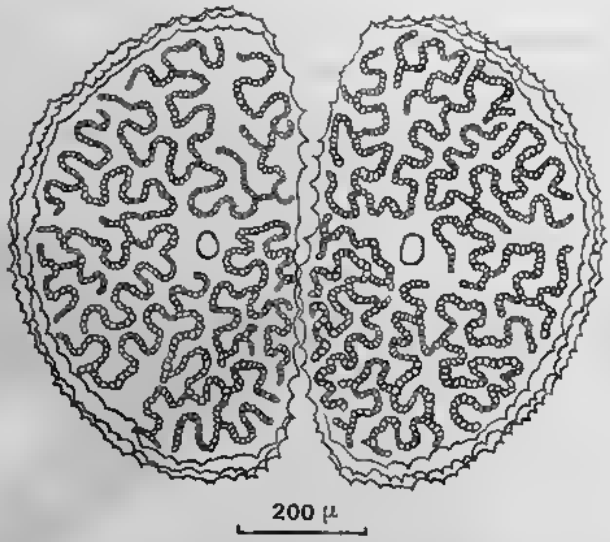

FIG. 37. — Stigmates postérieurs de la larve III de *Plesioœstrus leonidei*, vue apicale
Noter la denticulation périphérique du plateau, la forme et le nombre variable (3 ou 4) des fentes

3. La larve III.

La larve III, trapue, mesure à maturité 9 × 3 mm. La partie postérieure du corps, tronquée, porte deux plaques stigmatiques accolées, fortement sclérifiées, légèrement saillantes (d'environ 0,2 mm). Chacune d'elles, semi-circulaire (750 µ de diamètre), dentée sur la péri-

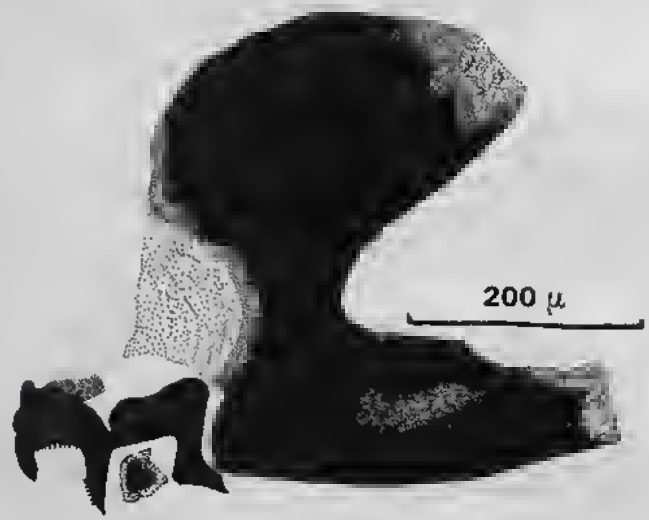

FIG. 38. — Pièces buccales de la larve III de *Plesioœstrus leonidei*, vue latérale
Noter la denticulation ventrale et interne des crochets

phérie, présente trois ou quatre fentes stigmatiques, allongées, abondamment contournées et ramifiées. Légèrement décalé vers l'intérieur par rapport au centre de chaque plaque, on trouve l'orifice correspondant à l'emplacement du stigmate du stade précédent (fig. 37). Les

Source : MNHN, Paris

stigmates de *Glaurocara flava* sont plus saillants et les fentes stigmatiques forment une plaque criblée (Crosskey 1965, fig. 9 et 10). Ceux d'*Euphasiopteryx brevicornis* sont également très saillants mais les fentes stigmatiques se rapprochent de celles de *Plesioœstrus leonidei*.

Les pièces buccales (fig. 38) diffèrent de celles du stade précédent. Leur taille est grande (510 μ de long). Les crochets buccaux, les pièces intermédiaires, les ailes sont ici séparés et articulés. On note, dans la concavité ventrale des crochets buccaux, une denticulation nette. Ces pièces buccales ont une forme et une constitution similaires à celles de *G. flava* (cf. Crosskey *l. c.*, fig. 15 et 16).

L'anus s'ouvre ventralement sur l'urite VIII sous la forme d'une papille circulaire, parfois ovalaire, fendue longitudinalement.

4. Le puparium.

Le puparium est cylindrique, assez large — 7 mm de long et 4 mm de diamètre — arrondi à l'extrémité antérieure, tronqué à l'extrémité postérieure. Il n'y a pas de corne antérieure. La région postérieure est occupée par les deux plaques stigmatiques noires, accolées qui forment une protubérance de 1 × 0,7 mm, saillant de 0,2 mm, légèrement excentrée et inclinée par rapport à l'axe longitudinal du puparium.

II. BIOLOGIE

Dans une note préliminaire (1963 *b*), j'avais mentionné la découverte en France, chez *Ephippiger ephippiger* (Fiebig), de larves de Tachinidés que j'avais rattschées — d'après la morphologie des exuvies retrouvées dans l'hôte — aux *Ormiini*. De nouvelles recherches m'ont permis depuis de rassembler de plus amples informations. L'obtention de plusieurs imagos mâles et femelles, décrits par Mesnil (1964), a apporté la preuve de l'existence des *Ormiini* en France. L'étude de *Plesioœstrus leonidei* est basée sur la dissection détaillée de 41 hôtes parasités qui m'ont fourni 115 larves aux divers stades et sur la comparaison de mes données avec celles (établies sur 13 hôtes) de Nutting (1953).

1. Chorologie.

Étant donné la répartition géographique des *Ormiini*, jusqu'ici inconnus en Europe, la découverte de *Plesioœstrus leonidei* n'est pas sans intérêt (Mesnil 1964 : 261). Aussi je crois utile d'apporter quelques indications sur l'unique localité française.

P. leonidei est, au moins à l'état larvaire, commun dans tout le massif de la Sainte-Baume (départements du Var et des Bouches-du-Rhône). J'ai récolté des Orthoptères parasités dans les localités — ou lieux-dits — la Coutronne, le Plan d'Aups, l'Hostellerie, Mazaugues, la Roquebrussane, c'est-à-dire le long des 28 km de la route qui longe le versant Nord de ce massif dont on connaît la flore (Laurent, 1942; René Molinier, 1939; Roger Molinier, 1952) et la faune (Siépi, 1932-1933; Timon-David, 1952, 1958; Iablokoff, 1954) très particulières.

La forêt (hêtraie) de la Sainte-Baume représente une relique glaciaire qui s'est maintenue en Provence avec une partie de son entomofaune grâce à des conditions micro-climatiques favorables liées à sa situation en ubac et aux soins vigilants apportés à sa conservation. En fait, les stations mentionnées plus haut sont situées hors de la forêt; soit éloignées de plusieurs kilomètres, soit en lisière et influencées par endroits par son voisinage. Elles occupent un plateau calcaire à relief plus ou moins karstique (le Plan d'Aups) correspondant à un versant Nord de 700 à 800 m d'altitude.

La végétation herbacée y est rase et clairsemée, les arbustes forment des touffes denses (surtout de *Juniperus oxycedrus*). Les chênes (*Quercus ilex* L. et *Q. Pubescens* Willd.) dominent dans une strate arborescente fragmentaire. On peut distinguer divers biotopes qui sont les Associations à *Festuca glauca* (*Festucetum* à *Thymus vulgaris*), à *Genista Lobelii*, à *Lavandula vera* et à *Juniperus oxycedrus* (cf. Molinier & Pialot, 1950-1951 : 3-4, pl. hors-texte).

C'est essentiellement sur les Genévriers que se tient la faune des Ensifères où *Ephippiger ephippiger* (avec sa forme *montigena* Azam) constitue, avec *Antaxius pedestris*, la

Source : MNHN, Paris

population la plus importante. Sur le sol, déambulent les énormes *E. provincialis* tandis que les *Pholidoptera* se blottissent sous le couvert des fourrés.

Il est évidemment difficile de savoir si *P. leonidei*, dont on ignore l'éthologie imaginale, se tient sur la végétation thermophile sur laquelle vit son hôte ou sur la végétation de type plus septentrionale qui avoisine.

2. Phénologie.

Le nombre de générations de *Plesioœstrus leonidei* n'a pas été établi avec exactitude. Il ressort toutefois de la considération des époques auxquelles on rencontre ses divers stades que ce parasite est plurivoltin. L'existence de plusieurs générstions est attestée par la présence de larves, révélée par dissection des hôtes, tôt dans la saison : larves I et II vers le 1er juillet, larves III vers le 4 juillet, alors que la génération que j'ai observée le plus fréquemment se développe *grosso modo* du début septembre (date à laquelle on trouve des jeunes larves II) à la fin septembre, mi-octobre (où l'on recueille les pupes).

La phénologie des *Ormiini* est mal connue. On ne dispose que de quelques données fragmentaires. Nutting (1953 : 78) obtint des pupes d'*Euphasiopteryx brevicornis* en août; Reinhard (1922 : 72) celles d'*Ormia ochracea* en fin septembre; Wolcott (1940 : 202) l'adulte d'*E. australis* en juin, sous le climat subtropical de Porto-Rico.

3. Vie préparasitaire.

J'ignore la biologie imaginale de *Plesioœstrus leonidei*, n'ayant pu découvrir l'adulte dans la nature.

On n'est d'ailleurs guère plus renseigné sur celle des autres *Ormiini*. Tout au plus sait-on que ces Mouches ont des mœurs nocturnes (Townsend 1936, III : 101; c'est à cet auteur qui n'a pas précisé l'origine de ses informations que se réfèrent Wolcott 1940 : 202, Nutting 1953 : 80, Sabrosky 1953 : 170, Tavares 1962 : 347, Mesnil 1964 : 261).

Selon Townsend (*l. c.*), les femelles sont actives et pondent la nuit. Les mâles puisent, le jour, le nectar des fleurs. D'après la morphologie spéciale des larves I extraites de l'utérus maternel, cet auteur (1911 : 136-7; 1936, III : 100) émit l'hypothèse de la larviparité des *Ormiini*. Les femelles déposeraient, sur un substrat, des planidia qui devraient résister aux conditions extérieures et atteindre l'hôte par leurs propres moyens. Townsend supposait que la larve I vivait en ectoparasite et que celle du deuxième âge s'introduisait dans la cavité générale de la Sauterelle. Nutting (1953 : 72), rappelant l'hypothèse de Townsend, ajoute que l'on ignore si les femelles déposent leurs larves sur le corps de l'hôte, sur le sol ou sur la végétation fréquentée par ce dernier. Il admet que ce sont les planidia qui pénétreraient activement à travers les membranes minces. Il en voit une confirmation dans la présence d'une larve I à l'intérieur des muscles du métafémur, la tête dirigée vers l'articulation coxo-fémorale. Il suppose que l'entrée a dû s'effectuer à travers le tarse et que la larve a gagné la esvité thoraco-abdominale, en traversant la patte.

Mes observations, bien que fragmentaires, apportent des faits positifs qui confirment la validité de certains aspects de l'hypothèse de Nutting. Les planidia de *P. leonidei* pénètrent dans l'hôte par leurs propres moyens à travers les membranes minces, comme l'atteste la présence de l'un d'eux, mort, son corps à moitié engagé à travers la membrane intersegmentaire unissant les pleures méso- et métathoraciques. De plus, les planidia essayant de s'introduire dans un hôte par leurs propres moyens le font au hasard — comme j'ai pu le noter chez les Némestrinidés et Sarcophagidés — et un certain nombre d'entre eux pénètrent en des points qui ne leur permettent pas d'atteindre la esvité générale et où ils périssent. J'ai précisément vu des planidia de *P. leonidei* ayant pénétré de telles parties « en impasse » du corps de l'hôte; j'ai trouvé deux larves I dans le repli membraneux de l'aile vestigiale et deux autres, mortes dans l'épaisseur des grosses nervures de l'élytre squamiforme. Ces observations ne nous renseignent pas sur les conditions de dépôt des planidia. Cependant si l'on considère, d'une part que le taux de parasitisme par *P. leonidei* fut bas (32 sur 432 = 7 % chez *Ephippiger ephippiger*), et, d'autre part que les hôtes infestés l'étaient parfois abondamment (jusqu'à 16 parasites par hôte), il faut admettre — l'infestation massive étant incompatible avec la dispersion au hasard — que les planidia doivent être déposés groupés. Ce point de vue est corroboré par les fréquentes sorties simultanées des larves mûres qui laissent supposer une contamination contemporaine.

Source : MNHN, Paris

4. Vie endoparasitaire.

Il n'existait presque aucune information sur la biologie de la larve I des *Ormiini* après leur pénétration dans l'hôte. D'après NUTTING (1953), les larves I, après avoir séjourné un certain temps dans la cavité générale, percent un pore respiratoire à travers le tégument ventral de l'abdomen et induisent la formation d'un siphon clos, en forme de sac. C'est à la base de ce siphon que cet auteur retrouve l'exuvie I.

Chez *Plesioœstrus leonidei*, la vie de la larve I diffère de celle d'*Euphasiopteryx brevicornis*. Les planidia, après avoir pénétré, ne tardent pas à s'introduire à l'intérieur d'un muscle où ils vivent et s'accroissent jusqu'à la mue I-II inclusivement; celle-ci intervient sans que les larves ne quittent cet organe dans lequel demeurent les exuvies. Ce point de la vie endoparasitaire de *P. leonidei* a d'abord été révélé par la localisation exclusive des exuvies I en ce lieu, jusqu'au jour où j'eus la chance d'y observer des larves I vivantes.

Les muscles entre les fibres desquels s'installent les larves sont divers. J'ai dénombré 6 exuvies dans les muscles de la tête (dont 1 dans le muscle de la mandibule), 1 dans un muscle du cou, 28 dans les muscles thoraciques (dont 4 dans le prothorax, 2 dans un muscle unissant le pro- au mésothorax, 22 dans les muscles longitudinaux et transversaux du ptérothorax), 2 dans les muscles des hanches (méso- et métacoxa), 5 dans l'abdomen (dont 1 dans les muscles des gonapophyses). Les larves peuvent s'établir dans n'importe quel muscle et si la majorité d'entre elles était dans la musculature ptérothoracique (28/42) cela tient vraisemblablement au grand développement de celle-ci. La larve est contenue entièrement dans la longueur du muscle. Dans la tête, où les muscles sont courts, elle s'installe au milieu des faisceaux musculaires sans parvenir à s'y loger complètement.

La localisation intramusculaire ne s'accompagne pas, comme cela a été signalé chez d'autres Tachinidés (PANTEL 1910, THOMPSON 1915, MELLINI 1957), d'une réaction aboutissant à la formation de « galle musculaire ». Elle rappelle celle de *Drino lota* (cf. MÜLLER, 1956 : 37).

La larve I ne se développe normalement qu'à l'intérieur des muscles. Je n'ai jamais observé de larves I vivantes et libres dans l'hémocœle; les seules que j'y ai notées étaient mortes sans avoir subi de croissance et enfermées dans un manchon hémocytaire.

Au cours de sa vie, la larve I, qui à la pénétration mesure 0,3 mm de long, s'allonge jusqu'à atteindre 1,2 mm, taille qui n'est peut-être pas maximale mais la plus grande que j'ai notée. Les différentes pièces de la cuirasse sont alors largement écartées les unes des autres (fig. 32).

La nutrition est difficile à déterminer. A un degré avancé de sa croissance, la larve demeure transparente et son tube digestif est teinté en jaune clair. Les muscles de l'bôte paraissent souvent dilacérés mais je n'ai pu établir si ces lésions étaient le résultat des traumatismes dus à l'installation de la larve ou celui de leur destruction par ingestion.

La durée de ce stade n'a pu être précisée.

La jeune larve II, libre au début de son existence (l'exuvie du stade I étant toujours éloignée du siphon respiratoire), ne tarde pas à aller ouvrir un pore respiratoire (secondaire) par lequel elle met ses stigmates postérieurs en contact avec l'extérieur.

A partir du pore et autour de la larve II s'édifie un siphon clos, en forme de sac dont la paroi a la consistance d'une membrane molle, dilacérable, blanchâtre, épaisse, granuleuse, non élastique. Elle ressemble au manchon bémocytaire qui enveloppe les larves mortes gisant dans l'bôte.

Ce sac est percé à son extrémité libre par la larve II lorsqu'elle atteint un certain développement, tandis que dans sa partie basale la paroi devient cohérente, cornée, striée et brunâtre. Le sac se découpe selon une ligne circulaire qui isole, à la hase, le siphon proprement parlé, et, au sommet, une sorte de « capuchon » qui se détache et tombe dans la cavité générale où on peut le trouver sous forme de « pesu » semblable à un tégument exuvial sans pièces buccales. Ches *Euphasiopteryx brevicornis*, le sac est percé par la larve II lorsqu'elle atteint 6 mm (NUTTING 1953 : 74).

Les pores respiratoires s'ouvrent à travers le tégument de l'bôte. Sur les 83 recensés, un seul était situé sur le thorax, au milieu du sternite mésothoracique, et 82 sur le tégument latéro-ventral de l'abdomen. Dans cette région, ils peuvent être creusés aussi bien à travers les membranes pleurales (63 cas) et les membranes intersegmentaires (7 cas) unissant les sternites entre eux ou à la plaque sous-génitale qu'à travers les sternites abdominaux eux-mêmes

Source : MNHN, Paris

(peu sclérifiés chez les Ensifères) [11 cas]. L'étude des localisations des pores respiratoires de *P. leonidei* selon les diverses régions de l'abdomen montre que la partie moyenne (segments III à VII) est la plus utilisée (69 cas sur 83).

La formation du pore et du siphon est possible chez l'hôte adulte et chez l'hôte larvaire. Sur les 41 Sauterelles infestées, 40 étaient adultes mais une était à l'état nymphal et contenait une larve II vivante et enfermée dans le siphon.

Les autres aspects de la biologie de la larve II sont peu connus. La durée de vie n'a pu être précisée, la croissance n'a pas été déterminée avec précision et le mode de nutrition n'est pas parfaitement établi. Toutefois quelques larves II, déjà émergées du sac respiratoire, présentaient un tube digestif coloré en rouge orangé, ce qui laisse supposer que la stéatophagie et peut-être même une certaine sarcophagie débutent, chez ce parasite, dès cet âge.

Il existe une différence entre la biologie de *Plesiocœstrus leonidei* et celle d'*Euphasiopteryx brevicornis*. Chez ce dernier, la larve I, à un moment de sa vie, creuse le pore respiratoire et se fixe au tégument par un siphon, chez *P. leonidei* elle vit à l'intérieur des muscles et c'est la larve II qui forme le pore et le siphon. Des différences analogues ont été mises en évidence chez les *Phasiinae* parasites d'Hétéroptères (Dupuis 1963 : 274-5) chez lesquelles la labilité de comportement se manifeste au nivesu intraspécifique.

La larve III succède à la larve II sans rupture de la connexion respiratoire et l'exuvie II est toujours incorporée à la paroi du siphon. Nutting (1953 : 74), en revanche, indique qu'il n'a pas trouvé trace de cette exuvie chez les hôtes infestés par *E. brevicornis*. La vie larvaire, à ce stade, est marquée par une phase de sarcophagie; le tube digestif de la larve s'emplit d'un volumineux cordon fécal de la couleur des organes ingérés. Au terme du développement, le siphon s'est fortement allongé et affecte la forme d'une corne d'abondance.

Le nombre de parasites hébergés s'est révélé variable. S'il est fréquent de compter un seul parasite (17 cas sur 47), il n'est cependant pas rare d'en recenser davantage et jusqu'à 16. Nutting (*l. c.* : 72) avait dénombré de 1 à 9 larves d'*E. brevicornis* par hôte. Toutes ces larves ne se développent pas; un nombre assez grand meurt au stade I libre; elles sont alors enfermées dans un manchon hémocytaire. D'autres meurent après la formation du siphon qui se transforme en capsule.

Parmi les larves vivantes cohabitant, il en est à divers stades. Ce décalage dans le développement, dont la cause exacte n'est pas connue, avait été noté par Nutting (1953 : 72). Mais il n'est pas général; 3, 4 et 5 larves peuvent s'accroître jusqu'à terme à la même vitesse.

Les larves II et les larves III enchâssées dans leur gaine et localisées dans la région médio-abdominale de l'hôte, au milieu des organes génitaux, sont orientées verticalement ou obliquement et non horizontalement selon l'axe du corps, comme c'est le cas de presque toutes les larves de Diptères parasites d'Orthoptères.

5. Vie post-parasitaire.

A la fin de la période trophique, la larve III quitte l'hôte en perforant le tégument dans le voisinage du pore, comme l'avait remarqué Nutting (1953 : 75).

De volumineux cordons de déjection, pouvant atteindre 10 cm de long, sont rejetés dans l'hémocœle, juste avant l'abandon. Un tel phénomène est connu chez d'autres Tachinidés (Thompson 1928 : 141). Chez les *Phasiinae*, les cordons peuvent atteindre 7 cm (Dupuis 1963 : 301).

L'orifice de sortie s'ouvre à une distance du pore égale, en moyenne, à un ou deux segments abdominaux de l'hôte. Sans doute, la larve n'abandonne-t-elle son siphon qu'au moment de partir et pratique-t-elle la perforation pendant qu'elle est encore en place.

Les perforations affectent aussi bien les membranes pleurales que les membranes unissant les sternites des premier au huitième segments abdominaux. Une seule sortie (sur 26) eut lieu à travers les pleures métathoraciques.

Les pupes se forment presque immédiatement. La période nymphale dure 11 jours à la température de 28 °C.

L'hiver se passe dans le sol à l'état de pupe. Je doute qu'il s'agisse d'une diapause car j'ai pu provoquer quelques émergences imaginales, en octobre et en février, par élévation de la température (Nutting 1953 : 78, obtint des éclosions d'*Euphasiopteryx brevicornis* en mars et estime que chez les pupes en hivernage la diapause n'est pas obligatoire).

Source : MNHN, Paris

6. Interactions dans le couple hôte/parasite.

Elles sont nettes chez *Plesioœstrus leonidei.*

La réaction de l'hôte normal à la présence du parasite se manifeste de manière visible, dès la formation du pore respiratoire, par le développement d'un sac clos d'origine hémocytaire qui enferme la larve. Des réactions hémocytaires aboutissant à un encapsulement complet du parasite se manifestent chez certains hôtes, tel *Ephippiger provincialis*, s'avérant incapables d'assurer le développement de ce Tachinidé. L'encapsulement est suivi de mélanisation.

L'action du parasite sur l'hôte se manifeste de diverses manières.

L'influence sur le comportement semble faible; je suis de l'avis de Nutting (*l. c.* : 76) pour reconnaître que les mâles infestés se comportent normalement et chantent quelques jours avant la sortie du parasite. Une fois, j'ai observé un *Pholidoptera chabrieri* parasité dont la stridulation avait une tonalité anormale. Je pus le capturer sans que le chant cessât, alors qu'habituellement il s'arrête bien avant. Cette stridulation aiguë et rapide rappelait celle émise par les Sauterelles lorsqu'on les saisit à la main.

Les signes morphologiques externes du parasitisme sont nets lorsque la larve a ouvert son pore respiratoire. Ce dernier apparaît à l'extérieur, le plus souvent dans la membrane pleurale, sous forme d'un cercle rembruni qui ressemble en plus grand, comme l'a souligné Nutting (1953), à un stigmate surnuméraire.

Quand le parasite est sur le point de sortir et même quelques jours avant, l'abdomen de l'hôte est dilaté, montrant parfois une hernie dissymétrique.

Les lésions internes sont importantes. L'hypoderme peut être détruit et laisse apparaître la cuticule transparente. Lorsque l'on dissèque un *Ephippiger* après la sortie d'une larve, il apparaît un désordre inextricable. Les organes sont collés par une gelée visqueuse à laquelle se mêlent d'importants cordons de déjection; c'est avec peine que l'on arrive à dégager les siphons respiratoires qui baignent dedans. La gelée provient de l'épanchement du contenu des glandes génitales accessoires tubuleuses, crevées par la larve. Le testicule est lui-même souvent dilacéré. Tout cela atteste l'existence d'une phase de sarcophagie qui n'est, sans doute, pas plus prononcée que chez les autres Tachinidés mais dont les effets sont augmentés par suite de l'anatomie particulière des hôtes mâles et la localisation des larves au milieu des glandes.

Les larves III de *Plesioœstrus leonidei* traumatisent les glandes génitales accessoires et le testicule et peut-être s'en nourrissent. Ce dernier point de vue semble corroboré par le volume et la couleur des cordons de déjection. Leur important volume implique une source alimentaire abondante comme pourraient en fournir les glandes génitales accessoires. Leur couleur jaune ivoire et orangée n'est pas sans rappeler celle de ces dernières et du testicule. Une telle analogie entre la coloration des cordons de déjection et celle des organes lésés a été relevée chez les *Phasiinae* (cf. Dupuis 1963 : 301). Même lorsque le testicule est dilacéré, on trouve dans les parties indemnes de nombreux spermatozoïdes actifs, preuve de l'absence de perturbation de la spermatogenèse.

Les cas de contamination des hôtes femelles furent rares; je n'ai pu étudier l'action du parasite sur leur appareil génital.

Le corps gras est peu attaqué, ou variablement, selon les cas. Les traces de mélanisation, si abondantes sur les sacs aériens des Orthoptères infestés par des Sarcophagidés, sont ici inexistantes.

J'ai noté des lésions de la musculature thoracique qui apparaît dilacérée et laisse voir une quantité de trachéoles mises à nu. J'ai de fortes raisons de penser que ces blessures seraient à mettre à l'actif des jeunes planidia plutôt qu'à celui des larves III, à cause, d'une part de la localisation des larves I à l'intérieur de ces muscles et, d'autre part de la situation dans la région médio-abdominale et l'orientation verticale des larves III qui mettent le thorax à peu près hors de leur portée.

Nutting (1953 : 76) ne fait pas mention d'une action notable d'*Euphasiopteryx brevicornis* sur son hôte. Cet auteur parle simplement d'une déplétion du corps gras et du peu de dommages des viscères des hôtes qui succombent toutefois 2 à 3 heures après la sortie des larves.

La sortie de *Plesioœstrus leonidei* exerce probablement une action létale assez générale. Au laboratoire, tous les hôtes ayant livré passage à une ou plusieurs larves meurent dans les

Source . MNHN, Paris

48 heures à une semaine tout au plus. Dans la nature, après la période de sortie, les individus parasités se font rares et disparaissent dans les 8 jours, alors que de nombreux individus sains vivent encore un mois.

7. Spécificité parasitaire.

Plus de 2 000 Caelifères d'espèces variées ont été disséqués à différentes époques de l'année dans les localités de la Sainte-Baume mais aucun n'a montré la moindre trace de parasitisme par des *Ormiini*.

Après la découverte de l'un de ces Tachinidés chez *Ephippiger ephippiger* mes investigations ont porté, quoique inégalement, sur les Ensifères de cette région (Tableau XVI).

TABLEAU XVI. — **Liste et nombre des *Ensifera* disséquées et parasitées par *P. leonidei***

Espèce hôte	Nombre d'individus		
	Disséqués	Parasités	
		Mâles	Femelles
Platycleis affinis	5	1	0
Platycleis larvaire sp.	3	0	0
Platycleis denticulata	79	1	0
Ephippiger ephippiger	432	29	3
Ephippiger provincialis	34	5	0
Tettigonia viridissima	4	0	0
Pholidoptera chabrieri	10	1	0
Pholidoptera femorata	5	1	0
Phaneroptera quadripunctata	6	0	0
Tylopsis liliifolia	15	0	0
Leptophyes punctatissima	3	0	0
Barbitistes fischeri	26	0	0
Antaxius pedestris	44	0	0
Decticus albifrons	5	0	0
Total	671	38	3

Plesioœstrus leonidei infeste des Ensifères appartenant à des familles différentes :

— *Ephippigeridae* (*Ephippiger ephippiger* et *E. provincialis*);

— *Tettigoniidae* (*Platycleis affinis, P. denticulata, Pholidoptera chabrieri* et *P. femorata*).

Les hôtes sont parasités à l'état imaginal, quelquefois à l'état préimaginal.

Source : MNHN, Paris

Ce Tachinidé semble polyphage, bien qu'inféodé aux Ensifères. Ce caractère n'exclut pas une certaine spécificité larvaire, fonction de l'espèce et du sexe de l'hôte.

J'ai constaté une « host suitability » variable avec des hôtes pourtant systématiquement voisins. C'est ainsi que, si le développement de *P. leonidei* s'accomplit avec succès chez *E. ephippiger*, il semble se faire difficilement chez *E. provincialis*. Dans 5 individus parasités appartenant à cette espèce j'ai dénombré 16 larves; 13 étaient mortes, mélanisées, encapsulées, l'une au stade I, 7 au stade II libre, 5 au stade II fixé et 3 seulement — toujours au stade II — étaient vivantes, l'une fixée, les deux autres libres. Inversement, j'ai pu vérifier la présence de larves III chez des Ensifères appartenant à des espèces très différentes telles *Platycleis affinis*, *P. denticulata*, *Pholidoptera chabrieri* et *P. femorata*.

Un autre aspect intéressant de la biologie de *P. leonidei* réside dans la spécificité dont il fait preuve vis-à-vis du sexe de l'hôte. Dans leur grande majorité (38 sur 41), les hôtes parasités furent du sexe mâle et ceci bien que les dissections des individus des deux sexes fussent réalisées en nombre à peu près identique (voir Tableau XVI). Chez *E. ephippiger*, j'ai disséqué 211 mâles et 221 femelles et relevé 29 mâles parasités pour 3 femelles seulement. Il y a lieu de signaler, à ce propos, que toutes les autres espèces-hôtes que j'ai obtenues, comme celles mentionnées dans la littérature, sont de sexe mâle. Inversement, chez *Glaurocara flava*, ce sont les femelles qui sont le plus souvent infestées (Crosskey 1965).

L'origine de cette spécificité liée au sexe n'est pas déterminée. On peut y voir la conséquence d'un comportement spécifique de l'entomophage (imago ou larve ?) soit le résultat d'une éthologie différente entre les hôtes des deux sexes, se traduisant par une non-concordance spatiale, à un niveau micro-écologique, du couple hôte-femelle/parasite. Il est trop tôt pour se prononcer sur la cause de la spécificité de *P. leonidei* s'exerçant vis-à-vis des hôtes en fonction de leur sexe. Je ferai seulement remarquer que parmi les espèces infestées certaines vivent au niveau du sol (*Platycleis, Ephippiger provincialis, Pholidoptera chabrieri* et *P. femorata*), d'autres se trouvent sur les arbustes (*E. ephippiger*); inversement des espèces hôtes vivant sur les arbustes en compagnie de *E. ephippiger*, tel *Antaxius pedestris*, ne sont pas attaquées.

* * *

Du point de vue biologique et parasitologique, le Tachinidé acridiophage *Plesioœstrus leonidei* présente des caractères notables :

— existence d'un planidium cuirassé;
— infestation de l'hôte par pénétration active du planidium à travers les membranes intersegmentaires;
— localisation intramusculaire de la larve I;
— ouverture d'un pore tégumentaire et abdominal au début de la vie de la larve II;
— existence d'un aipbon secondaire en forme de sac, clos pendant une partie de la vie de la larve II;
— nutrition sarcophage importante durant la vie du dernier stade larvaire;
— dépôt de volumineux cordons de déjection;
— espèce polyphage, inféodée aux Ensifères;
— existence d'une spécificité liée au sexe, les individus mâles étant les plus contaminés.

Du point de vue biogéographique, cette espèce, connue d'une seule localité française, est l'unique représentant européen de la tribu des *Ormiini*.

C. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES *ORMIINI*

Le mode de vie de deux espèces d'*Ormiini* seulement étant connu, il serait prématuré de vouloir dégager les caractères biologiques et parasitologiques dont l'ensemble définirait ce groupe de Tachinidés [1]. Les indications que je mentionne ci-après ne constituent donc qu'une mise au point momentanée.

1. O'Connor (1959 : 121-125) a signalé, chez 5 à 10 % de la population d'un *Tettigoniidae : Sexava sp.* de la Nouvelle-Guinée, des larves de Tachinidés dont le stade I est enfermé dans un siphon en forme de sac s'ouvrant à travers les pleures de la région ventrale de l'abdomen de l'hôte.
L'ensemble de ces caractères biologiques laisse supposer qu'il s'agit d'un *Ormiini*.

Source : MNHN, Paris

Les *Ormiini* apparaissent comme des entomophages inféodés aux Orthoptères Ensifères (Sauterelles et Gryllides) et montrent une prédilection pour les hôtes de sexe mâle.

Les imagos, à mœurs nocturnes, seraient larvipares. En fait la vie imaginale est quasi ignorée, mais l'existence de planidia laisse supposer que l'adulte ne doit pas faire preuve, du point de vue parasitaire, d'un comportement bien spécialisé. Tout au plus, les femelles pourraient rechercher l'hôte (ou sa plante support) et déposer les planidia dans des conditions optimales d'infestation; cela reste à découvrir.

Les planidia cuirassés pénètrent activement dans l'hôte par perforation d'une membrane articulaire. La larve forme, au stade I (*Euphasiopteryx*) ou au stade II (*Plesioœstrus*), un pore respiratoire secondaire s'ouvrant à travers le tégument ventral de l'abdomen. Le siphon qui s'édifie revêt, au début, l'aspect d'un sac hémocytaire clos enfermant le parasite. Comme chez la plupart des Tachinidés, les larves présentent des exigences précises (localisation intramusculaire de la larve I de *Plesioœstrus leonidei*, induction d'un siphon, spécificité) qui traduisent une adaptation poussée.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE V

LES NÉMESTRINIDÉS

ÉTUDE DE *SYMMICTUS COSTATUS* LOEW

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 140

A. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE 142

B. VIE IMAGINALE 146

I. Vie dans le milieu naturel 146
1. Chorologie 146
2. Phénologie 147
3. Importance numérique de la population 148
4. Comportements trophique et de relation 148
5. Durée de vie 149

II. Comportement de reproduction 149
1. Sexualité 149
2. Ponte 150
3. Déplacements liés à l'activité génésique 154

C. VIE PRÉIMAGINALE 155

I. Phase libre préparasitaire 155
1. Incubation des œufs 155
2. Vie libre du planidium 156
3. Notion de « foyers parasitogènes » 157
4. Pénétration 158

II. Phase endoparasitaire 159
1. Vie du planidium dans l'hôte 159
2. Vie des autres stades larvaires 162
3. Aspects globaux de la vie endoparasitaire 163

III. Phase post-parasitaire 169
1. Vie larvaire libre 169
2. Nymphose 171

D. INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE 171

I. Réactions de l'hôte à la présence du parasite 171

II. Actions du parasite sur l'hôte 171
1. Action sur le développement 171
2. Action sur l'activité génitale 171
3. Signes extérieurs du parasitisme 172
4. Lésions internes 173
5. Survie de l'hôte à la sortie du parasite 173

E. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE 174

I. Position taxinomique et stades des hôtes 174

II. Origines de la spécificité 174

F. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES NÉMESTRINIDÉS. 175

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les Némestrinidés constituent une petite famille de Brachycères Orthorrhaphes d'environ 200 espèces actuellement cataloguées (Bequaert 1932, 1934, 1935, 1947; Sack 1933; Timon-David 1948). Bon nombre d'espèces restent certainement à découvrir.

Les représentants de cette famille sont répartis de l'équateur jusqu'à 52° N et 35° S et du bord de la mer jusque dans les montagnes dépassant 1 300 m d'altitude (Spencer 1958 *b*). On en trouve en Amérique du Nord (Mexique, États-Unis, Canada), dans les régions méditerranéennes, le Moyen et l'Extrême-Orient (Laos, Cochinchine, Siam), en Asie continentale jusqu'en Sibérie. Les Némestrinidés montrent cependant une prédilection pour les régions subtropicales — de l'hémisphère austral — (Nord du Chili, Argentine, Afrique du Sud, Australie) où ils sont nombreux. Il s'en faut de beaucoup que leur répartition géographique soit bien connue, même en région paléarctique. La note de Ionescu & Weinberg (1963) intitulée « une famille de Diptères nouvelle pour la faune de Roumanie: les Némestrinidés » l'atteste.

Du point de vue morphologique, ces Mouches ont un faciès de Bombyliidés et sont remarquables par leur grande taille allant de 10 à plus de 20 mm, leur nervation alaire (nervure médiane disposée en diagonale, nervures radiales parallèles au bord postérieur de l'aile et pouvant former de nombreuses petites cellules apicales), leur abondante pilosité, leurs belles couleurs. Elles ont un vol rapide, parfois stationnaire et accompagné d'un bourdonnement aigu caractéristique, sans doute produit par la vibration des ailes.

La famille comprend deux sous-familles : les *Nemestrininae* pourvus d'une longue trompe et les *Hirmoneurinae* (= *Trichopsideinae*) dont la trompe est réduite ou atrophiée (Séguy 1951 : 646).

En dépit des caractères qui rendent ces Mouches remarquables (au sens propre du terme) et qui auraient dû attirer l'attention des entomologistes depuis longtemps, on connaît à peine la biologie de 9 espèces, et encore fragmentairement. Il n'est pour s'en convaincre qu'à lire l'opinion de Séguy (1951 : 647) : « On pense que les larves néonates... sont dispersées par le vent, la suite de leur évolution n'est pas connue... ».

C'est Handlirsch (1883) qui décrivit pour la première fois la vie de l'un de ces Diptères: *Hirmoneura obscura* Meig. dont la larve est parasite de celle du Coléoptère : *Rhizotrogus solstitialis*.

En 1892 Olliff obtint, le premier, la larve d'un Némestrinidé indéterminé à partir d'un Orthoptère (*Pachytylus australis* Br.).

A l'heure actuelle, outre *Hirmoneura obscura* étudiée par Handlirsch (1883), Brauer (1883, 1884), deux autres espèces ont été signalées de larves de Coléoptères Scarabeidés. Il s'agit de *Hirmoneura exotica* Wied. (cf. Bruch 1917) et *H. articulata* Ph. (cf. Stuardo 1935) qui n'ont donné lieu qu'à des recherches isolées et sommaires. Leur biologie demeure en partie énigmatique; leurs larves, à la différence de celles des espèces acridiophages, ne provoqueraient pas la formation de siphon respiratoire.

Par ailleurs, six espèces sont connues comme endoparasites d'Acridiens. Ce sont :

— *Symmictus costatus* Loew obtenu en Afrique du Sud par Potgieter (1929) de *Locusta pardalina* Walk. et en France par Léonide (1962 *a*, *b*, 1963 *a*, 1964 *a*) de divers Acridiens et en particulier *Dociostaurus maroccanus* Thunb.

Greathead (1958) a élevé, de larves et de nymphes de *Schistocerca gregaria* (Forskal) en Éthiopie et au Kenya, « *Symmictus flavopilosus* » Bigot placé par le même auteur (1960) en synonymie avec *S. costatus* Loew;

— *Neorhynchocepholus sackenii* Williston et,

— *Trichopsidea* (*Parasymmictus*) *clausa* Osten-Sacken étudiés conjointement au Canada par Spencer (1931, 1932, 1934, 1945, 1958), Smith & Finlayson (1950), Smith (1944, 1958, 1961) et aux États-Unis par Bequaert (1950), York & Prescott (1952), York (1955), Prescott (1955, 1960, 1961), Middlekauff & Langston (1963), Lavigne & Pfadt (1966). Ces deux espèces ont été indiquées de divers Acridiens (voir la liste dans Smith 1958, Greathead 1963);

Source : MNHN, Paris

— *Trichopsidea oestracea* Westwood élevé de *Chorthoicetes terminifera* en Australie par NOBLE (1936) et FULLER (1938 *a*);

— *Neorhynchocephalus sulphureus* Wiedemann cité de *Dichroplus elongatus* G., de *D. arrogans* Stal. et,

— *N. vitripennis* Wied. élevé de *Dichroplus elongatus*, tous deux obtenus en Argentine par CROUZEL & SALAVIN (1943), LLOYD (1951), LIEBERMANN (1960).

Les trois premières de ces espèces sont les seules dont la biologie est assez bien connue.

Les Némestrinidés apparaissent donc comme des Insectes à larves entomophages dont les hôtes signalés sont des Coléoptères et des Orthoptères. Cette famille d'Orthorrhaphes occupe, par sa position systématique, une place singulière au sein des autres endoparasites d'Orthoptères qui se rencontrent dans trois familles de Myodaires supérieurs.

J'indique dès maintenant, afin de faciliter l'exposé, les grandes lignes du cycle biologique des Némestrinidés acridiophages telles qu'elles se trouvaient établies vers 1956 à la suite des travaux de SPENCER (1930 à 1958 *b*) et de PRESCOTT (1955).

La femelle pond de quelques centaines à plusieurs milliers d'œufs non incubés dans les fentes et les cavités des supports de bois élevés (potesux de clôture, troncs d'arbres).

A l'éclosion, les larves — de type planidium — sont disséminées dans des conditions ignorées. Parvenues au contact de leur hôte, on présumait qu'elles devaient pénétrer activement.

La vie endoparasitaire présente quatre stades larvaires séparés par trois mues. Chez les espèces acridiophages, la larve dès le stade I induit dans l'hôte la formation d'un tube respiratoire, d'un type unique par sa longueur (jusqu'à 20 mm) et sa morphologie spiralée. Selon les espèces, ce tube s'ouvre dans une lumière trachéenne ou à travers le tégument mais, en ce cas, obligatoirement au voisinage d'un stigmate.

Souvent plusieurs larves pénètrent dans un hôte mais une seule y évolue complètement. Provoquant peu de lésions au début de son développement, elle achève sa vie parasitaire par une phase de sarcophagie. Puis elle sort en perforant le tégument de l'hôte et s'enterre pour passer l'hiver en diapause dans le sol. Au printemps, elle se transforme en nymphe active qui remonte à la surface où a lieu l'éclosion. Il n'y a qu'une génération annuelle.

D'autres auteurs (PRESCOTT 1960, 1961 ; GREATHEAD 1958; SMITH 1958 ; LÉONIDE 1962 *a*, *b*, 1963 *a*, 1964 *a*) ont depuis 1956 élucidé bien des points de la biologie de ces Diptères. Mes travaux et ceux de PRESCOTT se sont poursuivis parallèlement [1].

Mes investigations ont porté sur *Symmictus costatus* Loew et accessoirement sur *Neorhynchocephalus tauscheri* (Fisch.) dont l'acridiophagie, quoique fort probable, n'a pu encore être démontrée d'une manière irréfutable.

La découverte de *S. costatus* en nombre important, aussi bien à l'état imaginal que larvaire, m'a permis de réaliser une étude biologique détaillée, poursuivie de 1961 à 1966, qui complète celles de POTGIETER (1929) et GREATHEAD (1958).

A l'inverse de ceux des chapitres précédents, où les éléments de comparaison faisaient défaut, les résultats de ces recherches, exposés ci-après, sont indissociables des données sur la biologie des autres Némestrinidés acridiophages d'acquisition récente et concomitante des miennes. Je traiterai donc simultanément de la biologie de *S. costatus* et des remarques bibliographiques. Je terminerai ce chapitre par une mise au point des nouvelles informations qui complétera celles de CLAUSEN (1940) et SPENCER (1958) actuellement dépassées et celle de GREATHEAD (1963) quelque peu superficielle.

Je dois préalablement préciser l'identité de la Mouche que j'ai élevée et étudiée et qui appartient à une espèce dont la valeur a été controversée depuis plus de 100 ans.

L'espèce a été décrite par LOEW (1858) d'après des échantillons sud-africains. Cet auteur signale un exemplaire d'Espagne, voisin du type dont il diffère par la présence, sur l'aile,

1. Je tiens à signaler que l'échange d'une volumineuse correspondance nous a permis une fructueuse confrontation de faits et d'idées. Par l'ampleur, la précision et la durée (près de 15 ans) de ses observations, PRESCOTT demeure l'auteur dont la contribution à la connaissance de ces acridiophages est la plus incontestée.

Source : MNHN, Paris

d'une cellule marginale postérieure supplémentaire; il fait remarquer que cette particularité qui n'existe que sur l'une des ailes doit être considérée comme une variation individuelle.

En 1879 et 1881 Bigot décrit une espèce (européenne)[1] : *Dicrotrypana flavopilosa*.

Arias en 1911, constatant après divers descripteurs que *D. flavopilosa* Bigot ne diffère de *Symmictus costatus* que par la possession d'une cellule marginale postérieure, identique à l'échantillon espagnol vu par Loew, et tenant compte de l'existence d'amples variations dans la nervation alaire chez ces espèces, les place en synonymie.

Ces deux espèces sont séparées par Lichtwardt (1909) et Sack (1938 : 83) qui considèrent les individus africains comme appartenant à *S. costatus* Loew et ceux paléarctiques à *S. flavopilosus* (Bigot).

En 1958 Greathead obtient par élevage un Némestrinidé Est-africain qu'il nomme *S. flavopilosus* (Bigot). En 1960, après avoir revu les principaux types et échantillons et comparé la nervation alaire des formes Est et Sud-africaines, cet auteur reconnaît à la nervation alaire de nombreuses variations individuelles et range tous les individus sous le nom de *S. costatus* dont il désigne un néotype, le type de Loew étant perdu.

En 1965 Teschner relance la polémique en décrivant une sous-espèce : *S. costatus frischi* récoltée en Crau et dont les caractères distinctifs résident dans la possession d'une nervure diagonale atteignant le bord de l'aile et d'une petite cellule supplémentaire dans l'angle distal de la cellule M2. Teschner admet d'ailleurs que cette cellule qui n'existe pas dans tous ses paratypes est semblable à celle décrite par Arias (1911) !

Les divers échantillons provenant de Crau, et que j'ai étudiés, montrent bien une nervure diagonale atteignant le bord de l'aile mais ne présentent pas de cellule supplémentaire.

Nous verrons (cf. § A) que l'étude de la morphologie préimaginale de ces « espèces » ne laisse pas ressortir de différence significative. L'utilité de décrire une sous-espèce sur les aberrations de la nervation alaire, dont le caractère fluctuant a été maintes fois démontré, ne me paraît pas évidente.

Il n'est certes pas impossible qu'il puisse exister des variétés, races ou sous-espèces voire des espèces distinctes dans les formes Sud, Est-africaines et paléarctiques, mais le problème de l'identité de *S. costatus* ne pourra être résolu par l'étude de la nervation alaire.

A l'heure présente, étant donné la variabilité de la nervation alaire constatée et l'absence de différence dans la morphologie larvaire, je considère que *S. costatus* Loew, *S. flavopilosus* (Bigot) et *S. costatus ssp. frischi* forment une seule espèce.

A. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE

La morphologie préimaginale des Némestrinidés acridiophages a fait l'objet de plusieurs études (Fuller 1938, Spencer 1958). Celle, remarquable, de Crouzel & Salavin (1943) décrit en détail et avec grande exactitude les stades préimaginaux de *Neorhynchocephalus sulphureus* Wied. [leurs principaux dessins ont ultérieurement été reproduits par Hennig (1952 : 83-88)].

Les stades préimaginaux de *Symmictus costatus* Loew ont été sommairement décrits par Greathead (1958 : 108-111, fig. 1-14) à l'exclusion de l'œuf et du planidium. J'ai figuré ce dernier (1963 *a* : 13, fig. 4, 6, 7, 8).

La morphologie des stades préimaginaux de *S. costatus* est très semblable à celle de *N. sulphureus*, aussi n'y reviendrai-je pas en détail. Je me bornerai à décrire l'œuf et le planidium et à signaler essentiellement, quant aux autres stades, les particularités qui ont échappé à Greathead (1958).

I. L'ŒUF

L'œuf de *Symmictus costatus* est semblable aux autres œufs de Némestrinidés décrits (de *Neorhynchocephalus sulphureus*, cf. Crouzel & Salavin 1943 : 5, fig. 1-3; de *Hirmoneura articulata* Ph., cf. Stuardo 1935 : 199, fig. 48; et *H. exotica* Wied., cf. Bruch 1917 : 428, fig. 2). Il est cylindrique, arqué, allongé (600 × 190 µ), arrondi aux deux extrémités dont l'une est légèrement plus grosse que l'autre. Sa couleur est blanche. Le chorion mince ne présente pas de cryptes respiratoires. Crouzel & Salavin (*l. c.*) ont figuré dans la partie dorsale de

1. Bigot (1879 : 67) indique comme provenance de son échantillon : « Europa Merid. ? — Ex Museo nostro. »

Source : MNHN, Paris

l'œuf (partie convexe) et à une petite distance du pôle antérieur, une petite élévation de base circulaire au centre de laquelle s'ouvre le micropyle. Je ne suis arrivé à voir que dans deux œufs une formation analogue et qui pourrait être le micropyle. Je n'ai pas davantage observé le dessin du chorion qui s'efface dans les milieux de montage.

II. LE PLANIDIUM (fig. 39)

La larve I de *Symmictus costatus* est un planidium typique de Némestrinidé semblable à ceux décrits chez *Hirmoneura obscura* Meig. (cf. HANDLIRSCH 1883, tabl. I, fig. 1), *H. articulata* Ph. (cf. STUARDO 1935 : 200, fig. 49), *Neorhynchocephalus sulphureus* Wied. (cf.

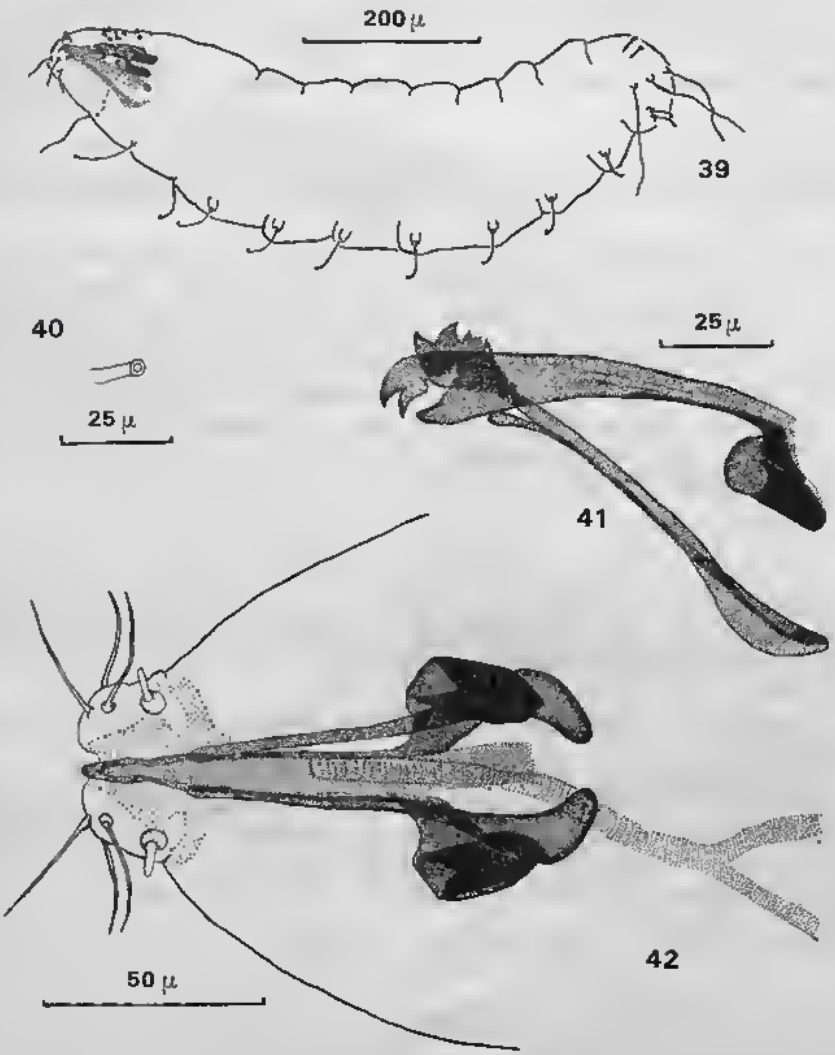

FIG. 39-42. — Planidium de *Symmictus costatus*

39. Vue latérale; noter les « barbillons » péribuccaux, les soies ventrales et les soies postérieures, la spinulation antéro-dorsale. — 40. Un stigmate postérieur. — 41. Pièces buccales, vue latérale. 42. Région antéro-ventrale de la larve; noter les soies péribuccales, les antennes, les pièces buccales, le canal des glandes salivaires.

CROUZEL & SALAVIN 1943 : 5-6, fig. 4-8), *Trichopsidea clausa* O. S. (cf. PRESCOTT 1955 : 395, fig. 2; SPENCER 1958 : 505, fig. 1), *Neorhynchocephalus sackenii* Will. (cf. PRESCOTT 1961 : 561, fig. 6), *N. tauscheri* (Fisch.) [cf. LÉONIDE 1964 *b* : 216].

Source : MNHN, Paris

Les ressemblances portent sur la silhouette effilée, la forme des pièces buccales, la possession d'une paire de longues soies, ou crochets, insérées sur les bords latéro-ventraux de divers segments du corps.

Le planidium de *S. costatus* mesure, à l'éclosion, de 520 à 800 μ de long et de 150 à 160 μ de diamètre. Son tégument est transparent et la spinulation réduite à une plage d'épines située sur la partie dorsale du premier segment thoracique. La segmentation est bien marquée et l'on distingue, en arrière du pseudocéphalon, 11 segments (3 thoraciques et 8 abdominaux). La larve est métapneustique, les stigmates sont de petite taille et de forme simple (fig. 40). Ils s'ouvrent sur le huitième segment abdominal, asses postérieurement et dorsalement. Le pseudocéphalon porte une paire d'antennes à deux articles et trois paires de soies (sensorielles ?) péribuccales.

Chaque segment thoracique et abdominal porte une paire de longues soies ventrales (40 μ). Sur les segments thoraciques ces soies sont simples. Sur les sept premiers segments abdominaux elles sont insérées sur un gros article basilaire et sont crochues à leur extrémité distale. Sur le huitième segment on en note deux paires insérées dans une région plus médio-ventrale.

Le huitième segment abdominal porte également trois paires de longues soies (120 μ) dirigées vers l'arrière. Ces trois paires se retrouvent chez *Trichopsidea clausa* et *Hirmoneura articulata*, mais on n'en dénombre que deux, chez *H. obscura* (d'après la figure 1 de HANDLIRSCH 1883).

Les pièces buccales (fig. 41 et 42), longues de 120 μ, sont complexes et difficiles à analyser. On distingue dans la région postérieure deux ailes dorsales, allongées, étroites, se prolongeant en arrière par une partie élargie, aplatie, enroulée; deux ailes ventrales également étroites, un peu plus allongées que les précédentes, se terminant par une partie élargie non enroulée; et un sclérite médio-ventral impair. Dans la région antérieure, d'observation particulièrement difficile, les deux paires d'ailes convergeant constituent deux sclérites effilés, dentés qui semblent se croiser à la manière des lames d'une paire de ciseaux.

De tous les caractères morphologiques énumérés ci-dessus aucun ne s'est révélé particulier à *S. costatus* mais ils se retrouvent chez tous les planidia décrits.

III. LA LARVE II

La larve II est métapneustique, allongée (1,2 mm à 3,5 mm en fin de croissance). La segmentation est peu marquée; il n'y a pas de spinulation visible sur les huit premiers segments. En revanche, les trois derniers portent de nombreuses petites épines disposées en larges ceintures.

Les stigmates sont simples; la chambre feutrée circonvolutionnée s'ouvre par un pore subcirculaire (fig. 43).

L'armature buccale (fig. 44), voisine de celle figurée par CROUZEL & SALAVIN (1943 : fig. 9 et 10), mesure 160 μ de long. De couleur jaune, peu sclérifiée, elle comporte une plaque dorsale élargie, dont le centre est transparent et les bords épaissis, deux sclérites latéro-ventraux allongés et un sclérite ventral. Ces trois formations convergent en avant et s'articulent avec des crochets buccaux.

IV. LA LARVE III

La larve III est grêle, allongée (la longueur passe au cours de sa croissance de 3,5 à 8 mm, le dismètre ne s'accroît que de 0,6 à 1 mm — la larve est donc de 6 à 8 fois plus longue que large). Ce n'est qu'à la fin de sa vie que le diamètre s'accroît brusquement et atteint 3 mm. Sa couleur est blanche, le tégument transparent, la segmentation peu indiquée. La spinulation très fine n'est marquée que sur les segments postérieurs.

La larve est métapneustique, les stigmates (fig. 45), situés à l'extrémité postérieure et tronquée du corps, sont typiques. Ils affectent la forme d'une paire de petites rosettes, d'un diamètre de 60 à 80 μ, constituées d'après GREATHEAD (1958) de huit pores circulaires disposés autour d'un centre mésenchymateux qui représente l'emplacement du stigmate précédent. J'ai constaté que le nombre des pores, parfois non symétrique, pouvait varier de 9 à 12. CROUZEL & SALAVIN (1943) en dénombraient de 5 à 7 chez *Neorhynchocephalus sulphureus*.

Source . MNHN, Paris

Les pièces buccales, décrites par GREATHEAD (1958 : fig. 6 et 7), sont semblables à celles de *N. sulphureus* (cf. CROUZEL & SALAVIN, *l. c.*, fig. 14 et 17). Longues de 560 µ, elles comportent, comme chez la larve précédente, des crochets buccaux, une plaque médio-dorsale, deux sclérites latéro-ventraux et un sclérite ventral impair.

L'anus ventral s'ouvre sous la forme d'un petit orifice ovalaire au milieu du dernier segment.

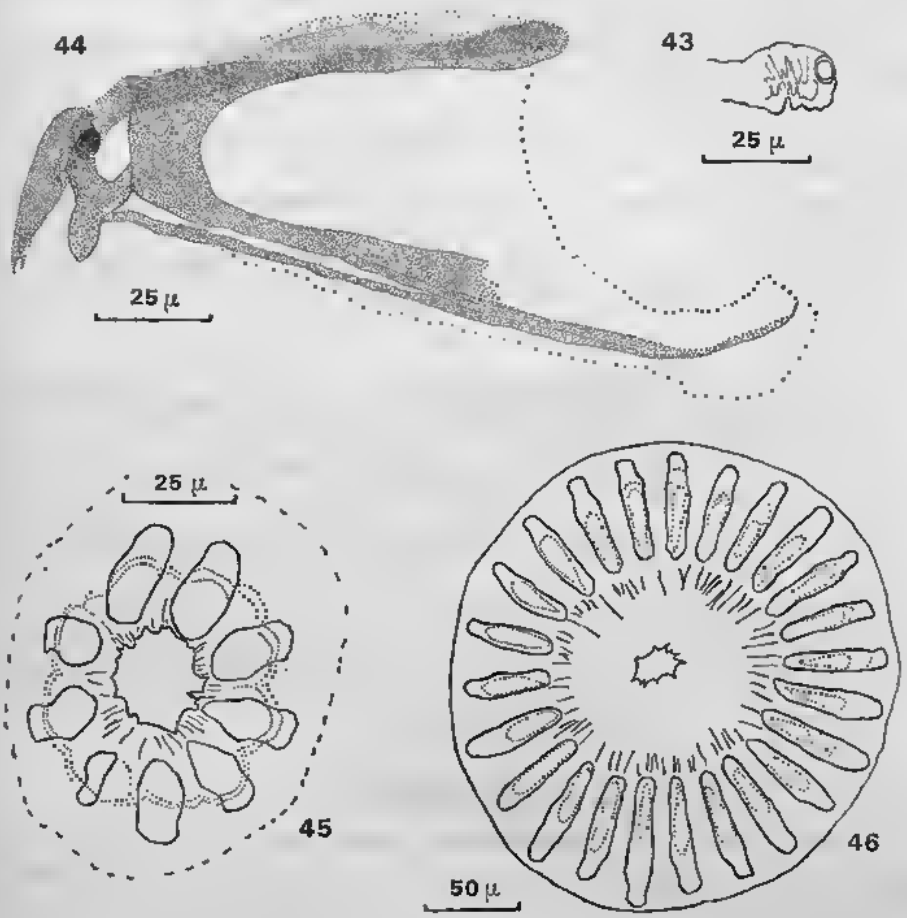

FIG. 43-46. — Stades préimaginaux de *Symmictus costatus*

43. Un stigmate postérieur de la larve II. — 44. Pièces buccales de la larve II, vue latérale.
45. Un stigmate postérieur de la larve III, vue apicale. — 46. *Ibid.*, larve IV.

V. LA LARVE IV

La larve du stade IV, trapue et grosse, peut atteindre en fin de croissance de 15 à 18 mm de long et 5 à 6 mm de diamètre. L'armature buccale, décrite par GREATHEAD (1958 : 111, fig. 12-14), présente des crochets buccaux robustes et larges.

Les stigmates postérieurs (fig. 46) [la larve est métapneustique] forment une paire de rosettes de 240 µ de diamètre comptant d'après GREATHEAD (*l. c.*) de 18 à 20 pores (j'en ai dénombré jusqu'à 21) ovales répartis autour d'un centre fibreux qui représente l'emplacement du stigmate précédent. CROUZEL & SALAVIN (1943 : 14) recensèrent de 16 à 21 pores par rosette chez *Neorhynchocephalus sulphureus* et FULLER (1938 : 97, fig. 4) en dessina 21 chez *Trichopsidea oestracea* Westw.

Source . MNHN, Paris

Le tégument différencie, dorsalement et ventralement, sur chaque segment, des protubérances arrondies, en nombre et en disposition variables. L'étude détaillée de la larve IV de *Symmictus costatus* m'a montré que ces protubérances sont distribuées d'une manière analogue à celles de *N. sulphureus* décrites avec soin par CROUZEL & SALAVIN (1943 : fig. 18-22). D'après la figure 8 de GREATHEAD (1958 : 112) seuls les segments méso- et métathoraciques portent sur leur face dorsale de telles formations. L'examen de mes échantillons de *S. costatus* m'a montré qu'en réalité, si les protubérances dorsales des segments méso- et métathoraciques sont plus développées, celles des segments abdominaux ne sont pas nulles mais de taille plus réduite, comme cela a été représenté chez *N. sulphureus*.

L'anus, très visible, s'ouvre au milieu de la face ventrale du dernier segment abdominal qui est aplati dorso-ventralement et bordé de protubérances tégumentaires.

VI. LA NYMPHE

La nymphe de *Symmictus costatus* a été décrite et figurée par GREATHEAD (1958 : 114, fig. 11). Elle est également semblable à celle de *Neorhynchocephalus sulphureus* (cf. CROUZEL & SALAVIN 1943 : 15-19, fig. 31-33), dont elle diffère cependant par la réduction nette de la spinulation de la partie ventrale du huitième segment abdominal.

* *
*

De l'étude de la morphologie préimaginale de *S. costatus* et de sa comparaison avec celle des autres espèces décrites il ressort que les Némestrinidés revêtent, dans ce domaine, une grande homogénéité.

Actuellement, on n'est pas parvenu ou que sporadiquement à mettre en évidence des caractères spécifiques accusés. SPENCER (1958 : 508) reconnaît que *N. sackenii* et *Trichopsidea clausa* ne peuvent être distingués à l'état larvaire avant le stade IV. CROUZEL & SALAVIN (1943 : 14) ont souligné la ressemblance des larves IV de *N. sulphureus, Hirmoneura obscura* et *Trichopsidea oestracea*.

Dans le cas de *S. costatus* je n'ai pas davantage trouvé de caractères spécifiques et je n'ai pas noté, par rapport à la description de GREATHEAD (1958), de différences significatives. Les caractères de la morphologie préimaginale ne nous sont donc d'aucun secours pour authentifier ou réfuter l'existence des espèces ou sous-espèces « *S. flavopilosus* Bigot », *S. costatus* Loew et *S. costatus* Loew *ssp. frischi* Teschner (voir p. 142).

B. VIE IMAGINALE

En dehors de certains aspects du comportement de ponte, la vie imaginale des Némestrinidés est mal connue. Les renseignements indiqués par les auteurs sont fragmentaires. Seules les observations réalisées dans la nature par SPENCER (1930 à 1958) sur *Trichopsidea clausa* et PRESCOTT depuis 1950 sur *T. clausa* et *Neorhynchocephalus sackenii* ont, par leur durée, porté sur un matériel suffisant pour leur donner une valeur certaine. Personnellement, j'ai pu suivre la biologie des imagos de *Symmictus costatus* pendant six ans sur une population fluctuant chaque année entre 100 et 500 individus et vivant sur moins de 1 km². Cette opportunité, jointe aux conseils de mes devanciers, m'a mis à même de préciser bien des points, ignorés jusqu'ici, de la vie imaginale de cette espèce.

I. VIE DANS LE MILIEU NATUREL

1. Chorologie.

Symmictus costatus a été récolté en Afrique du Sud (LOEW 1858 et POTGIETER 1929), en Europe : France Sud (SÉGUY 1926; LÉONIDE 1962 *a*) et en Espagne (Andalousie, Province de Madrid — ARIAS 1913 : 11).

«*S. flavopilosus*» est signalé en Algérie, au Caucase (SACK 1933) et en Afrique orientale: Éthiopie, Kenya, Soudan, Somalie (GREATHEAD 1958, 1960), peut-être en Europe ? (BIGOT 1879).

En France, le biotope se caractérise par son extrême localisation en des stations de surface limitée, relativement chaudes, sèches et arides (xériques). *S. costatus* a été signalé

Source : MNHN, Paris

par Séguy (1926 : 175) de la région d'Apt. Personnellement, je ne l'ai trouvé qu'en Crau [1] — plaine désertique et caillouteuse d'environ 150 km² qui s'étend entre l'étang de Berre et l'embouchure du Rhône (département des Bouches-du-Rhône, France Sud) [2] :

« Sur l'Est la vaste Crau, non moins plate et plus jaune
Toute pelée, étend son désert de cailloux
Où pousse une herbe courte, un gramen sec et roux » [3].

La région dite des « coussous », brûlée par le soleil en été, relativement froide en hiver par suite de l'influence des vents violents de Nord-Ouest (mistral), ne reçoit que 505 mm d'eau, en moyenne par an, ce chiffre pouvant descendre jusqu'à 350 (Favard 1962).

La végétation — sauf en périphérie — est réduite à une strate herbacée clairsemée où le sol dénudé apparaît sur de grandes surfaces et forme une véritable steppe; c'est l'*Asphodeletum fistulosi* (cf. Molinier & Tallon 1949; René Molinier 1960). Les espèces végétales les plus hautes sont *Onopordon illyricum*, *Asphodelus fistulosus* [espèce africaine (cf. Molinier 1960)], et des touffes de *Brachypodium ramosum*. La végétation arbustive et arborescente naturelle est nulle. Quelques figuiers plantés représentent les seuls arbres visibles sur plusieurs kilomètres à la ronde.

Dans cette plaine vit une faune orthoptérologique, importante par le nombre des individus, composée de *Calliptamus italicus*, *Oedipoda coerulescens*, *Oedaleus decorus*. L'espèce la plus représentative de ce milieu est le Criquet marocain (*Dociostaurus maroccanus*) qui se trouve là en grand nombre et forme un foyer grégarigène permanent. Certaines années, des nuées de Criquets vont s'abattre sur les parties cultivées de la Crau (Vayssière 1921).

Cette région est inhabitée si ce n'est par des bergers qui gardent d'importants troupeaux de Moutons. On découvre, disséminées çà et là, des bergeries construites avec des galets, entourées de clôtures de poteaux de bois et ceinturées sur quelques dizaines de mètres par des associations végétales nitrophiles (*Silybeto-urticetum* et *Onopordetum*, cf. Molinier & Tallon 1949 : 87).

Bergeries, potesux de clôture et figuiers représentent les seuls supports élevés qui surgissent au-dessus du nivesu du sol (Léonide 1964 *a*, pl. I, fig. 1).

La population de *Symmictus costatus* est presque exclusivement concentrée dans un rayon d'environ 500 m autour des bergeries. On relève ainsi toute une série de « sous-stations » telles les bergeries dites : la Grosse du Couchant, la Grosse du Centre, la Grosse du Levant, le Grand Carton (cf. carte au 1/50 000, feuille d'Istres).

2. Phénologie.

Il semble bien que l'on puisse reconnaître l'existence de l'univoltinisme chez les Némestrinidés (voir cependant remarque p. 170). Cela a été établi chez *Trichopsidea clausa* (cf. York & Prescott 1952 : 8), *Neorhynchocephalus sackenii* (cf. Prescott 1960) et *Symmictus costatus* d'après mes observations.

La période de vol des Némestrinidés, essentiellement estivale, est courte, particulièrement chez les *Hirmoneurinae*.

T. clausa apparaît à la mi-juin et se maintient jusque vers le 10 juillet. La période d'activité imaginale s'étend donc sur 25 à 30 jours (Spencer 1958 : 503). Cela a été confirmé par York & Prescott (1952 : 6) qui ont pu cependant rencontrer quelques individus jusqu'en fin août, dans le Montana. *N. sackenii* se rencontre également de la mi-juillet à la mi-août (Dietz 1953, Prescott 1955, 1960) aux États-Unis. Les espèces vivant dans l'hémisphère austral volent en décembre et janvier. C'est le cas de *Trichopsidea oestracea* en Australie (Fuller 1938), *Neorhynchocephalus sulphureus* (cf. Crouzel & Salavin 1943 : 24) en Argentine.

Chez *Symmictus costatus*, la période d'activité imaginale, en Afrique du Sud, s'étend de la fin janvier au courant février (Potgieter 1929). Dans l'hémisphère boréal, en France par exemple, elle se situe en mai-juin (Léonide 1964 *a*). D'après mes observations, les premières

1. J'ai décrit cette station dans une note préliminaire (1962 *a*), puis je l'ai signalée en 1962 *b*, 1963 *a*, 1964 *a* et *b*. Frisch (1965) ignorant ces cinq publications a consacré un article à ce biotope.

2. La Crau, ancien delta durancien, d'âge quaternaire, est recouverte de cailloutis fluviatiles: quartzites, calcaires triasiques, roches éruptives telles les variolites provenant du mont Genèvre, etc. (Corroy & Denizot 1943 : 43; Abrard 1948 : 391).

3. Jean Aicard, *Mieïs et Noré*, Paris, 1880 : 251.

Source : MNHN, Paris

Mouches apparaissent entre le 11 et le 18 juin. La densité de la population atteint son maximum entre le 19 et le 26 juin et décroît durant la dernière semaine de ce mois. Les imagos ont pratiquement disparu dès le début de juillet. La date de capture la plus tardive fut un 9 juillet. La période de vol dure, comme chez *T. clausa*, environ 25 jours dans ses délais extrêmes, mais la population imaginale n'est bien représentée que pendant 10 à 15 jours par an.

Chez *Neorhynchocephalus tauscheri*, rencontré dans la nature du 19 juin au 2 août, la période d'activité imaginale s'étend sur 45 jours.

3. Importance numérique de la population.

Il est difficile d'estimer l'importance numérique d'une population imaginale — le critère de la plus ou moins grande rareté d'une espèce étant subjectif. Il est nécessaire de tenir compte de la dispersion des individus, de la durée de leur période de vol.

Les Némestrinidés semblent être des Insectes rares. Certes cette rareté résulte en partie de leur extrême localisation et de la brièveté de leur période de vol.

Mais une station à Némestrinidés, du fait même de la localisation, présente d'excellentes conditions d'estimation de l'importance de la population. Cela est vrai pour les *Hirmoneurinae* qui se déplacent peu.

Jusqu'ici on ne connaissait en France que 3 ou 4 spécimens de *Symmictus costatus*. En Crau, j'ai pu évaluer la population de cette espèce à environ 100 à 500 individus par an, les femelles dominant d'une manière considérable. Bien que de tels chiffres puissent être entachés d'erreurs, il ne fait pas de doute que la population de *S. costatus* est faible.

Neorhynchocephalus tauscheri, comme je l'ai publié en 1964 (*b*), malgré ses facultés de déplacement, se localise dans une station xérique de quelques centaines de mètres carrés, sise à 620 m d'altitude, dans le massif de la Sainte-Baume au lieu-dit « la Coutronne », découverte par Timon-David (1952). Dans cette station, qui s'est maintenue depuis 15 ans, la population n'a vraisemblablement pas dépassé la centaine d'individus. En moyenne, j'ai pu dénombrer annuellement une cinquantaine de mâles pour une dizaine de femelles.

Une autre manière d'évaluer la population consiste à établir des taux de parasitisme. Bien que variables, ces taux sont en général élevés chez les Némestrinidés — la population hôte de *S. costatus* a presque toujours été infestée dans une proportion voisine de 80 %.

4. Comportements trophique et de relation.

Les *Nemestrininae*, pourvus d'une longue trompe, sont floricoles. Ils prélèvent le nectar des fleurs en enfonçant leur trompe au fond des corolles devant lesquelles ils s'immobilisent dans un vol stationnaire à la manière des Bombyliidés.

Ce mode de nutrition a été décrit chez *Neorhynchocephalus sackenii* (cf. Prescott 1955 : 394), *N. sulphureus* (cf. Crouzel & Salavin 1943), *N. tauscheri* (cf. Timon-David 1952, Léonide 1964 *b*) et bien d'autres espèces encore.

J'ai réuni dans une note (1964 *b*) les diverses données à ce sujet et j'ai indiqué les espèces florales visitées par les Némestrinidés. Ces Diptères ne montrent pas, dans leur choix, de spécificité bien nette :

— *Neorhynchocephalus sulphureus* et *N. vitripennis* visitent les fleurs de *Vernonia mollissima* Don. (cf. Stuardo 1939). *N. sulphureus* a également été aperçu sur les fleurs de *Verbena officinalis* L., *V. intermedia* Gill. et de *Medicago sativa* (cf. Crouzel & Salavin 1943);

— *N. sackenii* butine les fleurs de *Cichorium intybus* L. (cf. Dietz 1953) et d'*Achillea millefolium* L. (cf. Prescott 1960);

— *N. tauscheri* a été vu sur *Marrubium vulgare* L. (cf. Séguy 1926) et sur *Lavandula* et *Orchis ustulata* (cf. Timon-David 1952).

Les imagos d'*Hirmoneurinae*, dont la trompe est réduite ou atrophiée, ne se nourrissent vraisemblablement pas. Cette opinion a été émise par York & Prescott (1952 : 6) à propos de *Trichopsidea clausa*, puis Greathead (1963 : 461) et par Léonide (1964 *b*) chez *Symmictus costatus*. Prescott (1955 : 394) remarque qu'*in vitro T. clausa* ne réagit pas lorsqu'on lui présente de l'esu sucrée. Les *Hirmoneurinae* ont rarement été aperçus sur des fleurs.

En ce qui concerne l'activité de relation, je n'envisagerai ici que les déplacements en rspport avec la recherche de la nourriture. L'activité de relation liée à la reproduction sera traitée dans un paragraphe particulier (voir *infra*).

Source : MNHN, Paris

Lorsque l'on étudie l'activité des Némestrinidés on est, à première vue, surpris de trouver certaines espèces le plus souvent immobiles (comme *S. costatus*) et d'autres en perpétuel mouvement (comme *N. tauscheri*).

Il est bien évident que l'activité des *Nemestrininae* est incomparablement plus importante que celle des *Hirmoneurinae*. Cela tient aux différences de comportement trophique existant entre les individus dea deux sous-familles. Les *Hirmoneurinae* (*S. costatus, T. clausa, Hirmoneura*) ne se déplacent pas pour rechercher leur nourriture. Les *Nemestrininae* sont presque toujours en vol. La plupart de ces déplacements correspondent à la récolte de la nourriture et l'on peut voir mâles et femelles voler, pendant de longues heures, de fleur en fleur. D'après Crouzel & Salavin (1943 : 24) *N. sulphureus* vole de 8 heures jusqu'au soir.

5. Durée de vie.

La durée de vie des imagos n'est connue en aucun cas avec précision. Toutes les tentatives de conservation au laboratoire des adultes capturés ont échoué. *Trichopsidea clausa* enfermé dans une cage meurt au bout d'un jour ou deux (York & Prescott 1952 : 6). Ces auteurs estiment à guère plus d'une semaine la durée moyenne de vie de cette Mouche. Crouzel & Salavin (1943) n'ont pu maintenir *Neorhynchocephalus sulphureus* en vie au-delà de 76 heures de captivité. Je n'ai pas mieux fait que mes prédécesseurs avec *Symmictus costatus*.

On peut, en revanche, se faire une idée approximative de la longévité des individus en tenant compte des considérations suivantes :

Chez les *Hirmoneurinae* la période de vol est courte. Elle n'excède pas 25 jours, en moyenne, chez *T. clausa* et *S. costatus*. Si l'on considère qu'il existe fort probablement un décalage dans les éclosions, il est aisé de voir que la durée de vie des individus doit être brève. Cette idée est renforcée par l'étude de la dynamique de la population. Chez *S. costatus*, en 1963 par exemple, je n'ai dénombré que 8 Mouches le 18 juin. Le 26 juin j'en comptais plus de 100, le 5 juillet 6 seulement. En pratique, la population a vu sa densité s'élever au maximum et presque s'annuler en moins de 15 jours. D'après ces constatations, on peut supposer que la vie de *S. costatus* ne doit pas excéder 7 à 10 jours.

Chez les *Nemestrininae* les informations sont inexistantes. Si l'on considère que la période de vol de *Neorhynchocephalus tauscheri*, par exemple, s'étend sur 45 jours et que les imagos se nourrissent, on peut présumer que leur durée de vie doit être un peu plus longue, mais cela demande à être confirmé.

II. COMPORTEMENT DE REPRODUCTION

1. Sexualité.

La sex-ratio est inconnue chez les Némestrinidés. Le plus souvent les mâles se révèlent rares. Mais cette rareté — vraisemblablement apparente — tient à toute autre cause que le déterminisme sexuel.

Certains Némestrinidés présentent un comportement particulier : l'exécution par les mâles, pendant les heures chaudes de la journée, d'une ronde. Celle-ci apparaît comme un vol rapide et bruyant s'effectuant, selon une trajectoire fermée plus ou moins circulaire, à 1 ou 2 m au-dessus du sol. J'ai décrit un tel comportement chez *Neorhynchocephalus tauscheri* (cf. Léonide 1964 *b*). Prescott (*in litt.*) pense qu'il représenterait une parade nuptiale. Cela n'est pas invraisemblable mais nullement prouvé et j'incline personnellement pour une signification différente (voir *infra*).

L'accouplement des Némestrinidés n'a été que rarement observé. J'ai réuni les diverses données à ce sujet dans une note (1964 *b*) et je ne rappellerai ici que ce qui intéresse les Némestrinidés acridiophages.

Spencer (1958) aperçut une fois un couple de *Trichopsidea clausa*. Ce dernier était posé sur une fleur.

Prescott en 1955 n'avait pas noté l'activité sexuelle de *Neorhynchocephalus sackenii*.

Personnellement je n'ai jamais vu l'accouplement de *Symmictus costatus* et une seule fois celui de *N. tauscheri*. Chez ce dernier, l'observation a été faite un 7 juillet vers 14 h 30. Le couple était posé sur un chaume de Graminée. La femelle était agrippée à la bridille, la tête vers le haut, le corps incliné à 45°, le mâle pendait verticalement la tête en bas, par moment uniquement maintenu par l'appareil copulateur, à d'autres moments il s'accrochait

Source : MNHN, Paris

à la tige par ses pattes antérieures. Souvent immobile, le couple se montra espable de s'envoler sans se séparer. La position des conjoints pendant l'accouplement rappelle celle présentée par la plupart des Hétéroptères et des Bombyliidés (Du Merle 1966 *a*).

2. Ponte.

La ponte représente l'aspect le mieux connu de la biologie des Némestrinidés, bien que les observations ne portent que sur un nombre limité d'espèces.

a. *Lieu de ponte.*

Il existe, entre les principaux auteurs, une controverse née d'observations faites par Prescott (1960) selon lesquelles il pu voir « The flies were ovipositing in nonconformity to the usual behavior reported for Nemestrinid species... ».

D'après cet auteur, les lieux de pontes signalés jusqu'ici ne représenteraient pas les plus utilisés mais les plus visibles, donc les plus faciles à découvrir « My studies of *sackenii* oviposition indicate the possibility of a deceptive element in the oviposition habits of the flies due to the fact that they are conspicuous and easily seen when ovipositing on such bare wooden structures as posts, poles, stakes rails, etc. but are inconspicuous, hence extremely difficult to discern when sitting on the low growing and often dried vegetation such as coarse grass steems, weeds and shrubs constituting the normal vegetation of their habitat. This may have misled observers from the time of Handlirsch to the present time... ».

Au cours de notre correspondance Prescott est revenu souvent sur cette question d'importance, car, de l'avis de tous les chercheurs ayant œuvré sur les Némestrinidés, la connaissance précise des conditions de ponte présente un intérêt économique non négligeable dans la lutte anti-acridienne.

Ces judicieuses remarques de Prescott se sont révélées exactes chez *Neorhynchocephalus sackenii* (cf. Prescott 1960) et dans les autres cas ont constitué le fil directeur d'investigations fructueuses.

α. Données des auteurs.

Dès 1883, Handlirsch avait indiqué que *Hirmoneura obscura* déposait ses œufs dans les trous de sortie d'Insectes (*Anthaxia*) minant les troncs de bois et dans les branches cassées, etc. (Handlirsch 1883 : fig. 15, pl. 1; Clausen 1940 : 368, fig. 164).

Brauer (1883), en constatant que les femelles aperçues loin des arbres venaient se poser sur le manche de son filet, a le premier noté leur attirance pour les supports élevés.

Spencer (1931, 1934, 1945) s'est attaché à décrire les lieux de ponte de *Trichopsidea clausa*. Ce Diptère introduit ses œufs dans les crevasses, les fentes, les trous de sortie d'Insectes qui se rencontrent sur les arbres morts, les vieux potesux de clôture, voire les poteaux télégraphiques, dans l'aire de l'hôte. Il a dénombré plus de 30 femelles sur le même support et admet qu'elles vont sur les poteaux dans le seul hut de pondre. Cet auteur (1958) a démontré l'effet attractif que provoquent les pieux dressés en bois vermoulu sur les femelles gravides, en plaçant de tels supports dans des régions qui en sont dépourvues. Le résultat de cette expérience fut d'attirer les Mouches qui vinrent y déposer leurs œufs en nombre suffisant pour que cela pu se répercuter d'une manière appréciable sur le taux de parasitisme des hôtes de la localité.

York & Prescott (1952) ont confirmé ce lieu de ponte de *Trichopsidea clausa*. Ils recensèrent de 50 à 70 et même 126 femelles sur un potesu.

Hirmoneura exotica place ses œufs dans les galeries désertes d'Insectes xylophages présentes sur des vieux bois de clôture (Bruch 1917, Bequaert 1934 : 176).

York & Prescott (1952) puis Prescott (1955), influencés par les résultats antérieurs établis pour *Trichopsidea clausa*, trouvèrent effectivement des individus de *Neorhynchocephalus sackenii* pondant sur des pieux, mais jamais en nombre. Beamer (*in* Bequaert 1934 : 171) aurait également vu *N. sackenii* pondre dans des trous minant un tronc de *Yucca* mort.

Pourtant, dès 1894, Brunner aurait aperçu *N. sackenii* pondre dans les tiges d'*Eriogonum alatum* (d'après York & Prescott 1952 : 5). Spencer lui-même (1958 : 504) a vu à deux reprises des femelles de *N. sackenii* sur des inflorescences mais il ne trouve pas d'œufs.

Prescott (1960 : 517), avec beaucoup d'esprit critique et de patientes observations, en arrive à la conclusion — maintenant établie — que *N. sackenii* préfère déposer ses œufs dans les cavités, les crevasses situées sur les portions mortes ou mourantes de la végétation herbacée ou arbustive (galles, vieilles tiges creuses, chaumes de Graminées).

Source : MNHN, Paris

β. Recherches personnelles.

J'entrepris mes recherches dans des conditions particulièrement heureuses. D'une part, mon attention se trouvait attirée sur les thèses s'affrontant. D'autre part, je disposais d'un biotope dans lequel, outre le grand nombre de femelles occupées à pondre, se trouvaient réunis sur une surface limitée des troncs de bois, des poteaux de clôture, de vieux murs mais également d'innombrables tigrs d'Asphodèles desséchées, creuses et des chaumes de Graminées.

Les résultats de ces investigations (publiés en 1964 *a*) sont formels.

En aucun cas les femelles de *Symmictus costatus* ne déposent leurs œufs dans les cavités de la végétation herbacée, sur laquelle elles viennent pourtant se poser à certaines heures (voir *infra*).

En revanche, je les ai observées en grand nombre pondre sur tous les supports de la localité quelle que soit leur nature (bois ou pierre) pourvu qu'ils présentent des excavations, grandes ou petites, naturelles ou artificielles et qu'ils soient élevés. Ainsi, les femelles placent leurs œufs sur des branches mortes (de figuier) ou des potesux de clôture, dans les trous des plus réduits aux plus vastes. Ces excavations sont des trous de sortie d'Insectes (Coléoptères xylophages — petits : Bostrychidés, Scolytidés; ou grands : Buprestidés, Cérambycidés, etc.), des fissures, cassures, craquelures du bois ou de l'écorce, voire de simples recoins formés par la bifurcation des branches ou des écorces se détachant; mais seules les branches mortes sont utilisées. J'ai dénombré jusqu'à 60 femelles occupées à la ponte sur une vieille poutre verticale de 2,50 m de haut et de 11 × 7 cm de section. Des dizaines de Mouches peuvent s'aligner les unes au-dessus des autres, le long d'une fissure verticale.

Les anfractuosités des murs des bergeries sont intensivement utilisées pour le dépôt des œufs. J'ai recensé plus de 100 femelles sur une façade de 15 m². Tous les trous sont mis à profit : fissures du mur, plâtre décollé, cavités de la pierre, interstices des tuiles.

La hauteur des lieux de ponte a varié entre 50 cm et 3,50 m (lieu le plus élevé de la station). La plupart étaient situés entre 1 et 2 m au-dessus du niveau du sol. Spencer (1931, 1932) et Prescott (1955) observèrent des femelles de *Trichopsidea clausa* de 10 cm jusqu'à 5 m au-dessus du sol.

Les excavations situées sur une surface verticale ou une surface horizontale servent également et ceci, quelle que soit leur exposition (sauf cas exceptionnels que nous verrons).

Dans la plaine de Crau, j'ai été en mesure d'établir que les lieux de ponte de *Symmictus costatus* étaient bien les supports naturels ou artificiels quelle que soit leur constitution pourvu que :

— ils soient d'un volume suffisant, une canne dressée n'attire pas l'attention des femelles;

— ils aient une hauteur suffisante (minimum 50 à 75 cm), un gros tronc d'arbre couché n'est pas utilisé;

— ils présentent des fissures ou excavations.

Les nombreuses tiges creuses de la végétation n'ont pas été exploitées alors que les poteaux de clôture, les murs, etc. l'ont été massivement. Un tel contraste, sur une aussi petite distance, dans des conditions d'investigations optimales, ne peut s'expliquer comme l'effet d'un artefact d'observation ni comme celui du hasard, mais démontre amplement l'effet d'attirance qu'exercent les supports élevés sur les femelles gravides de *S. costatus*.

Mes observations sur le comportement de ponte de *Neorhynchocephalus tauscheri* m'ont conduit à des conclusions toutes autres. Je n'ai malheureusement vu qu'une fois la ponte. Celle-ci s'effectua dans le creux d'un chaume de Graminée. Par ailleurs, ces Mouches se posent sur la végétation herbacée et non sur les troncs d'arbres morts, nombreux dans la station — fait d'autant plus significatif, selon les remarques de Prescott, que si elles le faisaient elles devraient être particulièrement repérables —. Ces observations, pour fragmentaires qu'elles soient, révèlent que *N. tauscheri* se comporte à l'instar de *N. sackenii* et place ses œufs dans les cavités naturelles de la végétation herbacée [1].

Aprés avoir décrit les modalités de la ponte de *S. costatus* et *N. tauscheri* je ferai remarquer qu'il semble bien exister, chez les Némestrinidés, deux modes de ponte légère-

1. Ces modalités de ponte de *N. tauscheri* ont été largement confirmées depuis la rédaction de cet ouvrage et seront décrites en détail dans une prochaine publication.

Source . MNHN, Paris

ment différents. Dans l'un, les œufs seraient déposés dans les cavités présentes sur des supports élevés particuliers. Les femelles se concentrent alors sur de tels substrats en nombre limité sur lesquels elles sont très visibles. Ce mode, rencontré chez *Hirmoneura obscura, H. exotica, Trichopsidea clausa, Symmictus costatus*, serait peut-être propre aux *Hirmoneurinae*. Dans l'autre, les œufs seraient introduits de préférence dans les cavités de la végétation herbacée. Ce mode, décrit chez *N. sackenii* et *N. tauscheri*, serait peut-être commun aux *Nemestrininae*.

Certaines espèces peuvent cependant présenter, selon les circonstances, ces deux modes de ponte. York & Prescott (1952) et Prescott (1955) ont montré que *N. sackenii* pouvait placer ses œufs sur des supports élevés. Prescott (*in litt.*) m'a signalé qu'il avait récemment observé de larges variations dans le comportement d'oviposition de *T. clausa*. La nature et l'importance éminemment variables des supports que la composition floristique de la localité met à la disposition des femelles peuvent influencer le mode de ponte choisi (Léonide 1964 *b* : 216). Mais cette influence est faible et ne saurait expliquer totalement les différences observées d'une espèce à l'autre. *S. costatus* et *N. tauscheri*, dans leur propre localité, ont à leur disposition des supports élevés et des chaumes de Graminées ; or, l'un choisit les premiers, l'autre les seconds.

b. *Attitude de ponte.*

Symmictus costatus, posé verticalement, se tient la tête dirigée vers le haut et arque son abdomen, entre ses pattes, en direction antéro-ventrale pour introduire son oviscapte dans l'orifice de ponte. Lorsque la femelle pond sur un support horizontal la position est à peu près la même si ce n'est qu'elle se tient horizontalement. Quand elle dépose ses œufs dans une grande cavité elle introduit dans le trou tout son abdomen et demeure agrippée au rebord de l'orifice par ses pattes antérieures et moyennes, laissant seuls émerger tête, thorax et ailes.

Ces attitudes s'observent chez presque toutes les espèces d'*Hirmoneurinae : Trichopsidea clausa* (cf. York & Prescott 1952 : 6, fig. 6), *Hirmoneura obscura* (cf. Handlirsch 1883 : tabl. I, fig. 15 ; Brauer 1883 et Clausen 1940 : 368, fig. 164) et *H. exotica* (cf. Bruch 1917 : 427, fig. 1).

Cette posture se retrouve chez les *Nemestrininae* (*Neorhynchocephalus sackenii*) lorsqu'ils déposent leurs œufs sur un support volumineux (potesu, galle ; cf. Prescott 1960 : 519, fig. 4). Lorsque la ponte a lieu dans le creux d'un chaume, l'attitude est différente. Chez *N. tauscheri*, la femelle agrippée au sommet de la brindille, les deux premières paires de pattes accrochées sur le bord de l'orifice, la paire postérieure appuyée en dessous le rebord marginal diamétralement opposé, maintient son équilibre en battant périodiquement des ailes. L'abdomen légèrement arqué en avant, elle introduit son oviscapte dans la lumière de la tige.

c. *Durée de ponte et activité de la femelle.*

D'aprés Spencer (1931 : 22, 1958 : 503) *Trichopsidea clausa* pond pendant 8 à 35 secondes, parfois plusieurs minutes, puis se repose un temps avant de recommencer. Mais la femelle peut rester dans la position de ponte pendant plus d'une heure durant laquelle elle est toute occupée au dépôt des œufs au point de se laisser saisir à la main. La passivité des femelles déposant leurs œufs a également été observée par York & Prescott (1952 : 7) chez *T. clausa* et par Bruch (1917 : 428) chez *H. exotica* [1].

Chez *Symmictus costatus*, j'ai pu voir les femelles en position de ponte de 10 heures au déclin du soleil. Les Mouches sont immobiles, les ailes au repos ; seules les extrémités de l'abdomen et de l'oviscapte sont agitées de faibles mouvements. Elles se laissent saisir et ne s'envolent que si on les enlève de leur support.

Ches les *Nemestrininae*, le comportement est différent selon les circonstances. La femelle de *Neorhyachocephalus tauscheri* doit maintenir son équilibre au sommet du chaume en battant des ailes et reste active pendant la période du dépôt des œufs qui ne dure que quelques minutes. Chez *N. sackenii*, lorsque la ponte a lieu sur un support élevé elle débute vers 10 heures, dure plusieurs heures et les femelles deviennent « léthargiques » (Prescott 1955 : 393). Beamer (d'après Bequaert 1934 : 171) aurait suivi pendant une demi-heure *N. sackenii* déposant ses œufs dans les galles d'Insectes.

1. Un phénomène similaire a été également noté chez les Diptères *Acroceridae* (cf. Capelle 1966 : 642) dont les modalités de la ponte sont voisines de celles des Némestrimidés.

Source : MNHN, Paris

Les différences que j'ai notées dans la durée de la ponte et dans l'activité plus ou moins grande des femelles de *N. tauscheri* et de *S. costatus* résulteraient des conditions qu'impose le lieu choisi pour le dépôt des œufs. Lorsque les femelles placent leurs œufs sur de grands supports, la ponte dure longtemps et les femelles deviennent immobiles. Lorsque la ponte se produit dans un chaume de Graminée, elle dure peu et la Mouche reste active et excitable.

Cette relation a été vérifiée chez *N. sackenii* fréquentant les deux types de supports. Prescott m'indique : « *It is interesting that in circumstances in with* sackenii *flies were seen ovipositing in old coleoptera cavities of fence posts, etc. they often were indifferent and* — se laissent saisir à la main (*sic*) — *but where appropriate cavities in the herbage were abundant the* sackenii *flies, although extremely numerous avoided the fence posts. When the flies were seen ovipositing in cavities of the herbage they were often alert, fugitive and deposited eggs in 8 or 10 cavities in 10 or 15 minutes. But at other times a* sackenii *fly would settle down on a chaume and remain for 30 minutes of longer while depositing many hundred eggs* ».

Prescott m'a fait part de ses observations sur *T. clausa* chez qui les nouvelles femelles arrivées sur les poteaux sont alertes. Cette attitude se transforme graduellement en « léthargie » au fur et à mesure que le temps d'oviposition s'allonge. Tout se passe alors comme si la Mouche était préoccupée au point que « *the fly seems to be oblivious of all alse* ». Il attribue ce phénomène à une fatigue provoquée par une oviposition prolongée. J'ai vérifié la véracité de cette opinion chez *S. costatus* : vers 11 heures les femelles s'enfuient facilement lorsqu'on essaye de les saisir, vers 14 heures elles sont immobiles. On comprend que les femelles de *Nemestrininae* qui demeurent seulement quelques minutes sur chaque tige dans lesquelles elles déposent leurs œufs ne sombrent pas dans l'« apathie » des *Hirmoneurinae* occupées à pondre depuis plusieurs heures.

L'activité de ponte semble influencée par les facteurs météorologiques.

Trichapsidea clausa commence à pondre lorsque la température atteint 18,5 °C (Spencer 1958 : 504). *Neorhynchocephalus sackenii* demeure inactif jusqu'à 9 heures, heure à laquelle la température de l'air est de 22 °C. La ponte ne débute que vers 10 heures pour atteindre son maximum à midi et s'annuler à 17 heures (Prescott 1955 : 393). Chez *Symmictus costatus* la ponte débute vers 10-11 heures, lorsque la température est de 30 °C (au soleil et au niveau du sol).

Spencer (1958 : 504), constatant que des mouvements de ponte peuvent être provoqués par des contacts infligés à l'oviscapte, admet que le vent agirait en stimulant ce dernier ! J'ai remarqué que, lorsque souffle un vent violent, la majorité des femelles de *S. costatus* choisissent pour pondre des lieux abrités. Si donc, le vent était un facteur stimulant de l'oviposition, cette action ne semblerait pas pouvoir être retenue chez *S. costatus* au-dessus d'une certaine intensité.

d. *Fécondité et rythme de ponte.*

Les Némestrinidés se font remarquer par le niveau extrêmement élevé de leur fécondité. Spencer (1958 : 503) parle, à propos de *Trichopsidea clausa*, du dépôt, par une femelle, de 4 000 œufs et York & Prescott (1952 : 7) de 4 700 œufs. Chez *Symmictus costatus* j'ai dénombré dans les ovaires d'une femelle, qui avait déjà pondu, plus de 3 500 œufs.

Le rythme de ponte est difficile à établir. Souvent les observations ont duré un court laps de temps et les résultats ne sont pas extrapolables. York & Prescott (*l. c.*) ont noté le dépôt de 198 œufs en deux minutes, chez *T. clausa*. D'après Spencer (1958) cette espèce dépose une trentaine d'œufs en 35 secondes, puis survient un temps de pose avant que ne commence une nouvelle séquence. Ce rythme se poursuit, avec des repos d'importance variable, pendant plusieurs heures.

Chez *S. costatus*, je n'ai pu déterminer avec exactitude le rythme de dépôt des œufs, mais les femelles demeurent de longues heures en position de ponte.

e. *Nombre d'œufs déposés.*

Chez les *Nemestrininae* les renseignements au sujet du nombre d'œufs déposés sont succincts. Dans l'unique ponte de *Neorhynchacephalus tauscheri* que j'ai pu suivre, deux œufs seulement ont été déposés dans la cavité d'un chaume. Prescott (voir *supra*) a remarqué que lorsque les femelles de *N. sackenii* pondent dans les cavités de la végétation herbacée elles en visitent un grand nombre et ne placent dans chacune d'elles qu'un petit nombre d'œufs.

Source : MNHN, Paris

Chez les *Hirmoneurinae*, qui pondent dans les excavations spacieuses des troncs de bois, le nombre d'œufs déposés dans chaque cavité peut être très élevé.

Prescott (1955 : 394) mentionne que sur les poteaux de clôture chaque trou de sortie d'Insecte était empli par des milliers d'œufs.

En inspectant, après la période de ponte de *Symmictus costatus*, les poteaux de clôture, les branches et les murs, j'ai constaté qu'un grand nombre d'excavations, de trous de sortie d'Insectes, de fissures étaient colmatés par des amas denses d'œufs. Le nombre d'œufs déposés est alors lié à la contenance de la cavité. Si elle est faible, la femelle, après emplissage, continuera sa ponte ailleurs; si elle est grande, plusieurs femelles pourront y déposer leurs œufs jusqu'à complet colmatage. J'ai pu voir une fissure en forme de trièdre, longue de 50 mm, large de 6 à 8 mm et profonde de 10 mm, complètement emplie. En déterminant, à l'aide d'une balance de précision, le poids moyen de 100 œufs et celui d'un paquet d'œufs d'environ 1 cm³, j'ai calculé que le nombre d'œufs contenus dans la fissure mentionnée ci-dessus serait de l'ordre de 20 000. Si l'on considère le nombre d'œufs déposés dans une telle cavité et la fréquence élevée avec laquelle on rencontre de telles excavations colmatées, on peut se rendre compte de la quantité considérable d'œufs qui est ainsi concentrée dans une station de ponte de surface très limitée. En Crau, en 1962, j'ai recensé 200 femelles en train de pondre sur une surface de 200 m². En multipliant le nombre des femelles par celui de la fécondité moyenne on peut voir que la quantité d'œufs déposés en ce lieu approche le million.

3. Déplacements liés à l'activité génésique.

A la suite d'une observation (Spencer 1945 *b*) selon laquelle les mâles de *Neorhynchocephalus sackenii* et *Trichopsidea clausa* sont rares et se rencontrent seulement dans les hautes prairies alors que les femelles ne peuvent être récoltées qu'à plus basse altitude, Spencer (1958 : 504) formula l'hypothèse d'une migration : « *Whether the sexes mate on the ranges and males then fly up to the meadows or whether males depart for the meadows as soon as they emerge from pupal cases and the females go up to the flower meadows to mate and descend to oviposit, has not been determined* ». Cet auteur, envisage l'existence de deux localités distinctes, l'une où se tiendraient les mâles, l'autre où pondraient les femelles et reconnaît que les individus de l'un des deux sexes doivent accomplir le trajet séparant ces deux localités.

Un tel déplacement ne paraît pas invraisemblable puisque nous savons maintenant qu'il existe une attirance des femelles pour certains lieux de ponte riches en supports convenables.

Prescott (1955 : 393), chez *Neorhyachocephalus sackenii*, après avoir lui aussi constaté que les mâles sont absents — ou rares (Dietz 1953) — sur les lieux de ponte, alors que mâles et femelles se retrouvent sur la végétation herbacée, reconnaît l'existence de déplacements journaliers des femelles. Ces dernières iraient dans le milieu de la matinée de la prairie vers les poteaux et le soir effectueraient le trajet inverse. Chez *Symmictus costatus* j'ai observé que les femelles — à l'instar de *Trichopsidea clausa* (cf. Spencer 1958 : 504) — passent la nuit immobiles sur les lieux de ponte utilisés la veille. Elles prennent leur essor 5 à 10 minutes après que les rayons du soleil soient venus les frapper directement; le 21 juin 1965, par exemple, cela se produisit, après dissipation des brumes, entre 6 h 30 et 7 h 30, la température atteignait à cette heure 25 °C contre 18 °C avant le lever du soleil. L'action directe des rayons solaires est nette. Les femelles, selon l'exposition de leur lieu de repos nocturne, furent atteintes par les premiers rayons à des heures différentes et s'envolèrent au fur et à mesure. Cela s'échelonna sur près de 2 heures. Les réactions des femelles apposées sur les façades Nord furent diverses. La plupart s'envolèrent vers 9 heures avant que les rayons aient pu les affleurer mais avec presque 2 heures de retard sur celles exposées au midi. Certaines cependant n'avaient pas encore pris leur essor à 10 h 30. Il est donc vraisemblable que la luminosité autant que l'échauffement de l'air soient les facteurs du déclenchement de l'essor.

Au moment de l'envol, il est difficile de suivre les Mouches directement. J'ai pu cependant constater que les femelles, que l'on ne voit jamais posées sur les herbes aux autres heures de la journée, se rencontrent, justement entre 8 et 10 heures, à proximité immédiate des lieux de ponte, sur les tiges desséchées d'Asphodèles et de Chardons. Or c'est précisément agrippés à ces herbes et dans un rayon de 300 m autour des hergeries que j'ai pu découvrir les mâles, toujours rares (2 à 3 % de la population), qui à cette heure accomplissent de petits vols. Ainsi, le 21 juin 1965 entre 8 h 45 et 9 h 45, j'ai recensé sur la végétation : 9 femelles et 4 mâles. Il n'est pas impossible que ce soit à ce moment de la journée et en ce lieu que l'accouplement se produise.

Source : MNHN, Paris

Enfin, entre 10 et 11 heures, les femelles disparaissent à nouveau de la végétation herbacée et se retrouvent progressivement sur les supports de ponte où elles demeurent toute la journée. Les mâles restent seuls sur les herbes où l'on peut les découvrir — difficilement — à toutes heures.

L'existence de deux stations paraît vraisemblable chez certains Némestrinidés. L'une représenterait l'aire où se produisent l'émergence imaginale et l'accouplement et où demeurent les mâles, l'autre constituerait le lieu de ponte. Les migrations seraient effectuées par les femelles qui quitteraient la station où elles sont nées pour aller vers des biotopes propres à l'oviposition; cette migration pourrait se produire une seule fois dans l'existence ou, au contraire, se renouveler journellement.

Cette manière de voir s'appuie d'une part sur les observations réalisées chez *Hirmoneura obscura, Trichopsidea clausa, Neorhynchocephalus sackenii* et *Symmictus costatus* et d'autre part rend compte de deux faits qui ont été mis en évidence : le comportement assurant la concentration des femelles sur des supports de ponte (chez les *Hirmoneurinae*) et la dispersion des Némestrinidés, à l'état larvaire, autour de ces centres par l'intermédiaire du déplacement des hôtes.

Ce schéma admis, il importe de le nuancer. Chez *S. costatus*, les deux stations sont en Crau — géographiquement parlant — confondues; mais il existe dans le biotope deux niches écologiques : l'une où se produit l'éclosion, où les mâles demeurent et l'autre où a lieu la ponte. On ne peut nier — sous prétexte de la brièveté des distances — les déplacements des femelles du lieu de ponte à celui où séjournent les mâles et *vice versa*. Chez *T. clausa* inversement, ces deux stations sont éloignées l'une de l'autre. La différence dans le comportement de migration de ces deux espèces s'expliquerait par le fait que l'aire d'émergence imaginale de *S. costatus* présente des supports propres à la ponte qui font défaut dans celle de *T. clausa*. Si l'aire d'émergence est grande et dépourvue de support propre à la ponte, les femelles pourront être obligées de parcourir une distance importante avant d'en découvrir. C'est ce qu'a montré Spencer (1958 : 504) en attirant les femelles sur des potesux expérimentaux placés là où il n'y en avait pas. Si le biotope d'émergence présente, de place en place et à faible distance, des supports convenables (cas de la Crau), les déplacements seront faibles.

Chez les *Nemestrininae* (*N. sackenii* et *N. tauscheri*), les femelles déposent leurs œufs dans les cavités de la végétation qu'elles trouvent dans l'aire d'émergence et demeurent avec les mâles. J'ai toujours rencontré les individus des deux sexes de *N. tauscheri* sur la même station.

En définitive, la migration existerait seulement chez les femelles qui pondent sur des supports particuliers, dans la mesure où ces derniers se trouvent localisés en certains points de l'aire d'émergence imaginale, ou en dehors.

C. VIE PRÉIMAGINALE

Je subdiviserai la vie préimaginale en trois phases, distinctes par les milieux dans lesquels évoluent les œufs et les larves :

— La phase libre préparasitaire se déroule dans le milieu extérieur et présente chez les Némestrinidés une durée notable (phase que je qualifierai dans le chapitre VI de « proxénique » libre);

— La phase endoparasitaire se passe dans le milieu hôte;

— La phase post-parasitaire débute avec la sortie des larves hors de l'hôte et leur retour dans le milieu extérieur.

1. PHASE LIBRE PRÉPARASITAIRE

Le lieu et le nombre des œufs déposés sont des caractéristiques de la vie de la femelle, la biologie préimaginale débute donc — après le dépôt des œufs — avec leur incubation et le devenir des larves néonates.

1. Incubation des œufs.

Le succès du développement des œufs et la durée d'incubation paraissent liés aux conditions météorologiques.

Source : MNHN, Paris

York & Prescott (1952 : 7) indiquent pour *Trichopsidea clausa* une durée d'incubation de 8 à 10 jours à la température du laboratoire et une durée de 20 jours à la tempérsture de 7 °C. Spencer (1958 : 504) donne pour *Neorhynchocephalus sackenii* une période de 17 à 18 jours.

Chez *N. tauscheri*, j'ai noté une durée d'incubation de 8 jours pour un œuf placé à l'étuve (HR = 75 %, t = 27 °C). Chez *Symmictus costatus*, j'ai pu montrer, à même le terrain, que la durée d'incubation des œufs était d'environ 10 jours. A l'étuve, avec une humidité relative de 75 % et une tempérsture de 35 °C, ce délai peut être ramené à 5 jours. A 7 °C, le développement est ralenti sans être perturbé. Par contre, avec une humidité faible (35 %) ou forte (95-100 %), le développement fut compromis. En Crau, le degré d'humidité relative varie évidemment avec l'heure et, par suite, la température et les conditions atmosphériques. Certaines nuits, ce degré peut s'élever jusqu'à 95 % pour s'abaisser dans la journée aux alentours de 50 et même 40 % (vers 15 heures, t = 35 °C). Il n'est peut-être pas impossible, comme l'a fait remarquer Prescott (*in litt.*), que le choix des cavités dans lesquelles a lieu la ponte soit effectué en fonction de leur volume qui conditionne le degré d'humidité.

2. Vie libre du planidium.

A l'éclosion, les œufs livrent passage à une larve planidium.

Peu d'informations ont été rassemblées sur les conditions de vie des planidia, problème intéressant par ses applications possibles dans la lutte biologique.

York & Prescott (1952 : 7) indiquent que les larves 1 de *Trichopsidea clausa* survivent 5 à 6 jours, certaines jusqu'à 2 semaines. Prescott (1961 : 562) a pu conserver celles de *Neorhynchocephalus sackenii* pendant 4 à 6 semaines à la température de 3 à 4 °C. J'ai gardé celles de *Symmictus costatus* environ une dizaine de jours.

Les planidia de Némestrinidés, *in vitro*, souvent inertes, peuvent se déplacer lentement en rampant, ou rapidement, en arpentant le sol à la manière des chenilles de Géométridés. Souvent ils « s'asseoient » sur leurs 6 soies postérieures et dressent leur corps verticalement (Spencer 1958 : 504; York & Prescott 1952 : 7; Prescott 1955 : 394, à propos de *T. clausa* et *N. sackenii*). J'ai observé un comportement analogue chez *S. costatus*. Les planidia se déplacent rapidement sur un sol terreux et progressent en sautant (Léonide 1964 *a*), tout comme le font ceux de certains Tachinidés (Clausen 1940 : 18). La larve qui va sauter se dresse verticalement sur ses soies postérieures, puis recourbe son corps en arrière jusqu'à ce que son extrémité antérieure touche le sol, et par une brusque détente de redressement elle se projette à une certaine distance. Celle-ci de quelques millimètres sur un sol horizontal, va jusque, dans les cas exceptionnels, à presque 50 mm si le point de départ est surélevé. Le saut se produit aussi bien sur le sol que sur un hôte.

Un problème discuté de la vie des planidia est celui de leur dispersion, ces derniers devant quitter leur lieu d'éclosion et aller à la rencontre d'un hôte.

Les observations qui ont été faites ne portent pratiquement que sur les planidia éclos sur des potesux. Spencer (1931 : 23-24, 1958 : 505-506) constatant l'élévation du lieu de dépôt des œufs a fait jouer au vent un rôle prépondérant dans la dispersion. Prescott (1955 : 394) remarque qu'en dépit de la quantité considérable d'œufs déposés on ne voit pas, ou qu'un petit nombre, de planidia ramper sur les poteaux et pense, à l'instar de Spencer, que le vent doit les disséminer. Il ajoute pourtant que les Mouches ne pondent pas toujours aux points les plus élevés, que les larves ne cherchent pas à gagner ces points culminants et que lorsque le vent souffle à 25 m p h (40,2 km/h) elles ne montrent pas de tendance à se dresser sur leurs soies.

J'ai mis en doute le rôle du vent dans la dispersion des planidia de *S. costatus* (1964 *a* : 139). Lorsqu'un vent violent souffle, les femelles déposent leurs œufs dans des parties abritées. J'ai noté, comme Prescott (1955 : 394), qu'en dépit du nombre d'œufs émis sur les potesux on n'y voit presque jamais de planidia. La raison en est la suivante : dès que les œufs accumulés dans une excavation éclosent, les larves sortent presque toutes en même temps et il s'ensuit une énorme agitation. Les larves se mettent à sauter et tombent sur le sol. Il se produit à l'éclosion une véritable « explosion » du paquet d'œufs et en quelques heures on ne rencontre plus dans la esvité que quelques larves et les coques ovigères.

La dissémination est donc chez *S. costatus* un phénomène actif. La pesanteur et le vent jouent ensuite leur effet. Plus le point de dépôt des œufs est élevé et plus le vent souffle,

Source : MNHN, Paris

plus les larves ont des chances d'être entraînées au loin. S'il n'y a pas de vent, l'éclosion se produit quend même et les larves tombent autour du support de ponte. Le rôle du vent, pour important qu'il puisse être, doit donc être considéré comme facultatif et occasionnel. Mes expériences ont d'ailleurs confirmé cette impression : des larves I placées en présence d'un courant d'air créé par un ventilateur ne montrent pas de comportement spécial et lorsqu'elles se dressent sur leurs soies elles ne sont pas obligatoirement emportées. Évidemment si le courant d'air est violent je constate, à l'instar de SPENCER (1958 : 506), que les planidia peuvent être entraînés ! (« *When a current becomes stronger they hurl themselves about.* »)

Il résulte des modalités de dissémination que l'aire où peut se produire l'infestation de l'hôte aera de surface limitée et plus ou moins concentrique par rspport aux supports de ponte. Bien que je ne l'ai pas démontré, il y a des chances qu'à 100-200 m des bergeries les probabilités d'infestation des hôtes soient, en Crau, presque nulles du fait même de la décroissance obligatoire de la densité des planidia en fonction de l'éloignement du centre de dispersion Un fait analogue avait été supputé par BRAUER (1883) ches *Hirmoneura obscura* et par PRESCOTT (*in litt.*) chez les Némestrinidés américains.

3. Notion de « foyers parasitogènes ».

La considération de divers points intéressant la biologie, tant imaginale que larvaire (préparasitaire), des Némestrinidés m'a conduit à la notion de « foyers parasitogènes ».

J'entends par « foyers parasitogènes » des aires géographiques limitées et localisées, plus ou moins permanentes, où l'infestation de l'hôte — donc la multiplication du parasite — s'effectue d'une manière privilégiée.

La notion de « foyers parasitogènes » découle de mes observations sur *Symmictus costatus* en Crau. Chez cette espèce et dans cette région :

1° Les femelles se concentrent massivement en certains endroits de la station pour venir y déposer leurs germes;

2° Le nombre d'œufs accumulés y est considérable;

3° Vu le mode de dispersion des planidia, l'infestation des hôtes n'a quelques chances de se produire qu'à proximité immédiste de ces zones;

4° Ces endroits se sont maintenus d'une manière permanente;

5° Ils correspondent, en Crau, au cœur du foyer grégarigène de l'hôte où se produisent les pontes, où se forment les handes et où l'on trouve, même les années qui leur sont néfastes, quelques Criquets.

Établis pour *S. costatus* en Crau, les « foyers parasitogènes » doivent exister chez d'autres Némestrinidés car plusieurs argumenta invoqués ci-dessus sont valables chez d'autres espèces [1]. Ches *Trichopsidea clausa* et ches les *Hirmoneura* (donc peut-être chez d'autres *Hirmoneurinae*), nous trouvons la concentration des femelles aur certaina lieux de ponte et par suite l'accumulation des œufs, ce qui ohligatoirement ae traduit par l'existence d'un foyer important d'infestation [2].

L'existence des « foyers parasitogènes » implique celle d'un processus qui tende à limiter la dispersion des populations de Némestrinidés. L'attirance des femelles d'*Hirmoneurinae* sur les supports élevés peut assurer le regroupement, d'une année à l'autre, de la population dispersée à l'état larvaire par les hôtes. Mais cette zone de concentration correspond-elle à l'aire de retranchement des hôtes ? C'est le cas de *S. costatus* en Crau. Il est probable que la concordance spatiale entre les « foyers parasitogènes » des Némestrinidés et les zones de retranchement des hôtes aoit le résultat d'une longue sélection. Les femelles d'*Hirmo-*

1. En fait, ils doivent exister chez d'autres entomophages présentant un mode de ponte et d'infestation similaire. Une concentration des femelles gravides, des œufs et, par suite, des planidia a été signalée chez les *Acroceridae* par MILLOT (1938 : 164), CAPELLE (1966 : 642-644).

2. PRESCOTT a pressenti l'existence de ces foyers lorsque, commentant mes observations, il m'écrivait : « *I am inclined to believe that there are small limited nemestrinid habitats within, but not coextensive with, the much larger host habitat, and that the parasites have adaptations which tend to limite their dispersion so that it remoins, for the most part, within the favorable limits. Sometimes there are areas wheret he hosts concentrate to feed and to oviposit in later summer and autumn when desiccation of the herbage over much of iheir spring and early summer habitat has forced them into a limited number of smaller areas. Thus the flies lay their eggs in those places where the hosts concentrate their own eggs...* »

Source : MNHN, Paris

neurinae peuvent, sans doute, se grouper en de multiples points. Mais ceux-ci ne seront susceptibles de se transformer en « foyers parasitogènes » plus ou moins permanents que s'ils correspondent à une région où l'hôte demeure lui-même en nombre suffisant et en permanence. Dans le cas contraire, ils sont amenés à disparaître à plus ou moins brève échéance.

Chez les *Nemestrininae,* qui placent leurs œufs dans les cavités de la végétation, l'existence de « foyers parasitogènes » n'est pas aussi évidente. Cependant, chez *Neorhynchocephalus tauscheri* la concentration de la population mâle et femelle dans une station de faible surface, permanente depuis 15 ans au moins, laisse supposer que la notion de « foyers parasitogènes » reste valable. Le comportement de ronde que j'ai décrit (1964 *b*) [voir *supra*] n'est peut-être pas indépendant du regroupement de la population après sa dispersion à l'état larvaire par déplacement des hôtes, mais cela reste à prouver.

Cette localisation étroite des Némestrinidés explique leur rareté, ces derniers étant concentrés en foyers au sein d'une aire de dispersion éminemment discontinue.

En tant qu'équilibre résultant de l'action sélective de facteurs tant biotiques qu'écologiques et assurant la survie de l'espèce, le foyer parasitogène des Némestrinidés a, du point de vue parasitologique, une signification voisine de celle de « l'épidémiotope » des Trématodes (Rebecq 1964).

4. Pénétration.

L'expérience qui consiste à placer des planidis en divers points du corps de l'hôte afin de les voir pénétrer fut tentée en vain par York & Prescott (1952 : 7) puis par Spencer (1958 : 506). En 1961 Prescott observe la pénétration de *Neorhynchocephalus sackenii* qui s'effectue d'une manière active par perforation des téguments peu sclérifiés de la région latéro-ventrale de l'abdomen (membrane pleurale). Les lots de planidia utilisés montraient des degrés divers dans leurs aptitudes à pénétrer. Certains planidia placés sur l'hôte pénètrent dans des temps brefs (de 1 à 10 minutes), d'autres n'arrivent à s'introduire dans l'hémocœle des Acridiens qu'après plusieurs heures ou n'y parviennent pas.

Chez *Symmictus costatus,* ce n'est qu'en 1962 que des planidia éclos au laboratoire s'introduisirent dans certains hôtes sains mis à leur disposition (Léonide 1962 *b*, 1964 *a*).

Prescott pense que les variabilités d'aptitude que montrent les planidia à pénétrer résulteraient de l'influence qu'exerceraient sur eux certains facteurs microclimatiques — humidité entre autres. Constatant mes premiers échecs, il me conseilla de placer mes planidia en certains points abrités du corps de l'hôte, entre les replis des membranes articulaires métacoxales par exemple. L'application de ce conseil me conduisit au succès.

La pénétration de *S. costatus* s'effectue à travers les membranes minces, avec le maximum de réussite dans la membrane articulaire métacoxale, sous la hanche. Je l'ai également observée à travers les membranes intersegmentaires de l'abdomen, les membranes articulaires des mésocoxa, les membranes basales de l'épiprocte et en bordure du tympan.

La pénétration à travers le tympan, considérée par Spencer (1958 : 506) comme improbable, n'a pas été établie avec certitude. Une larve perfora la membrane en 2 minutes mais elle fut refoulée par l'hémolymphe et périt engluée.

Je dois signaler le cas d'un planidium qui, placé sur la membrane tympanique, s'introduisit par l'orifice du premier stigmate abdominal. La pénétration par la voie trachéenne, peut-être accidentelle, n'est donc pas impossible au moins par ce stigmate dépourvu de système d'occlusion et dont l'ouverture est suffisante. Cela infirme l'opinion contraire émise par Spencer (1958 : 506).

Les temps de pénétration observés chez *S. costatus* ont varié entre 10 minutes et 4 heures (15 à 30 minutes en moyenne). Je n'ai pu établir de relation certaine entre la durée et le point de pénétration.

Le mécanisme de la perforation est mal connu. L'action mécanique des pièces buccales est indiscutable et j'ai, chez *S. costatus,* de même que Prescott chez *N. sackenii,* observé les mouvements de frottement des crochets buccaux du planidium. Spencer (1958 : 506) a noté, chez des planidis de *Trichopsidea clausa* venant d'éclore, la présence de deux volumineuses glandes salivaires qui disparaissent chez la larve plus âgée. Il pense que leur sécrétion pourrait jouer un rôle dans le ramollissement du tégument. Cette hypothèse n'a reçu aucune confirmation. Ces glandes, hormis les conduits d'évacuation très visibles (fig. 42) sont, chez *S. costatus,* difficiles à discerner.

Source . MNHN, Paris

II. PHASE ENDOPARASITAIRE

J'ai étudié la vie endoparasitaire de *Symmictus costatus* en disséquant 460 hôtes infestés dans la nature, puis en réalisant la propagation partielle du parasite *in vitro* par dépôt de planidia en divers points du corps des hôtes.

Je traiterai ici de la biologie des larves à leurs différents stades, en prêtant une attention spéciale à celle du planidium qui présente des comportements notables, telle l'ouverture d'un pore respiratoire, et des diverses autres particularités qui intéressent la vie endoparasitaire dans son ensemble, comme l'édification d'un tube respiratoire, le surparasitisme.

1. Vie du planidium dans l'hôte.

a. *Localisation dans les trachées de l'hôte.*

Le planidium, après avoir pénétré, se retrouve dans la cavité générale thoraco-abdominale de l'hôte où il ne demeurera qu'un temps assez court (quelques heures à un jour environ). Très tôt il perfore une trachée et s'insinue à son intérieur. Il vivra dans la lumière du système trachéen de l'hôte pendant une période de 2 à 10 jours d'après mes observations sur *Symmictus costatus.*

Pendant ce séjour, fréquemment observé au cours des diasections réalisées quelques jours après l'infestation, les planidia ne restent pas inactifs. Je les ai vus déambuler — très rapidement d'ailleurs — à l'intérieur des trachées de grand comme de petit diamètre et dans les sacs aériens. J'ai pu les voir s'engager dans des trachées exiguës et s'avancer jusqu'au moment où l'ouverture devenue trop petite ils ne peuvent plus progresser. Ils repartent alors en marche arrière, jusqu'au point où ils peuvent accomplir un demi-tour.

Cette phase de la vie des planidia — connue chez *Neorhynchocephalus sackenii* (cf. PRESCOTT 1961 : 562) et *S. costatus* (cf. LÉONIDE 1962 *b*, 1964 *a*) — a été qualifiée par PRESCOTT (*l. c.*) de « invasion of host's tracheae ».

b. *Formation du pore respiratoire et de la partie proximale du tube respiratoire.*

J'ai précédemment insisté (1963 *a*) sur l'importance de la pénétration du planidium et de la formation du pore respiratoire, soulignant que leur observation directe représentait la solution d'un bon nombre de questions relatives à la biologie larvaire des Némestrinidés.

PRESCOTT (1955 : 396) avait constaté que le point d'attache du tube respiratoire (que forment les larves de Némestrinidés) apparaissait chez *Neorhynchocephalus sackenii*, où le pore s'ouvre à travers le tégument, comme une petite cicatrice brune dans les membranes intersegmentaires de l'hôte et il pensait que ce point correspondait à celui de la pénétration de la larve. Le tube respiratoire aurait alors la signification d'un siphon primaire. Chez *Trichopsidea clausa*, où le pore s'ouvre dans la lumière d'une trachée, PRESCOTT (*l. c.*) supposait que la pénétration pouvait se faire par l'orifice stigmatique.

SPENCER (1958 : 506) émit des doutes à ce sujet. Il estimait que le pore trachéen serait ouvert par la larve à l'aide de ses stigmates postérieurs, selon la manière décrite par BEARD (1942) chez le Tachinaire *Trichopoda pennipes*. Les points de pénétration et de fixation du tube respiratoire seraient alors différents et le second aurait la signification d'un pore secondaire.

Le mécanisme, assez complexe, de la formation du pore a été décrit pour la première fois chez *N. sackenii* par PRESCOTT (1961 : 563) au niveau de la membrane pleurale de l'abdomen et chez *Symmictus costatus* dans diverses régions du corps de l'hôte (LÉONIDE 1962 *b*). Ces descriptions ont été faites en suivant à la loupe binoculaire le déroulement des phénomènes visibles par transparence à travers le tégument et d'après les dissections des hôtes pratiquées à intervalles de temps réguliers. Ces observations, jointes à celles de la pénétration, montrèrent que le pore respiratoire des Némestrinidés est de type secondaire mais que son ouverture ne s'effectue pas selon un mode identique à celui décrit chez *T. pennipes*.

α. Ouverture du pore tégumentaire dans les membranes pleurales de l'abdomen.

Au bout d'un temps variable — en général entre 3 et 10 jours après l'infestation — la larve de *Symmictus costatus*, toujours dans les lumières trachéennes, chemine en direction d'une chambre atriale. Arrivée à moins d'un millimètre de l'orifice stigmatique, elle perce la paroi trachéenne et émerge juste sous le tégument où on peut la voir par transparence. PRESCOTT donne (1961 : 562, fig. 7A et B) pour *Neorhynchocephalus sackenii* d'excellentes photographies de cette phase. Dans cette position, la larve, tout en demeurant en contact

Source . MNHN, Paris

par l'intermédiaire de ses stigmates postérieurs avec la perforation trachéenne, se fraye un chemin dans l'hypoderme jusqu'à la cuticule toute proche dans laquelle elle fore, à l'aide de ses crochets buccaux, le pore respiratoire. Ceci fait, la larve creuse une galerie qui va du pore à la cavité générale de l'hôte dans laquelle elle s'installe, après avoir abandonné sa connexion avec la trachée, plaçant ses stigmates postérieurs au contact du pore.

La construction du pore a nécessité le forage, dans l'hypoderme, de deux galeries de direction opposée, l'une allant de la trachée (par où a émergé la larve) au pore, l'autre du pore vers la cavité générale. Les parois de ces galeries subissent certaines réactions mal connues d'induration et de mélanisation, matérialisant ainsi ce double trajet sous la forme d'une tache en forme de « V » visible de l'extérieur (PRESCOTT 1961 : 563, fig. 8; LÉONIDE 1963 *a* : 13, fig. 2). Cette tache montre deux branches. L'une, initiale, va — apparemment — du stigmate au pore; l'autre représente la partie proximale du tube respiratoire qui, dans le cas de pores s'ouvrant à travers l'abdomen, longe le repli de la membrane pleurale. Le plus souvent la galerie allant de la trachée au pore s'ohture.

Ces observations infirment la théorie émise à ce propos par CROUZEL & SALAVIN (1943 : 21) et expliquent que le pore des Némestrinidés, tout au moins chez les espèces où il débouche directement à l'extérieur, se situe obligatoirement au voisinage immédiat d'un stigmate de l'hôte. En effet, durant le travail de forage la larve, demeurant en contact avec la chambre atriale par où elle est sortie, ne pourra édifier le pore qu'à une distance de la chambre atriale au plus égale à sa propre longueur.

β. Ouverture du pore tégumentaire en d'autres lieux.

Chez *Symmictus costatus*, le pore peut s'ouvrir en divers lieux mais le mécanisme de formation demeure identique (LÉONIDE 1962 *b*).

Une petite différence apparaît lorsque le trajet trachée-pore, s'effectuant sans traverser de tissu, donc sans occasionner de lésions, ne se matérialise pas par « mélanisation ». La branche initiale du « V » n'existe pas. Ainsi, lorsque la larve de *S. costatus* construit le pore dans la membrane tympanique, elle sort à travers la chambre atriale du premier stigmate abdominal et peut atteindre cette membrane sans avoir à se frayer un passage dans un tissu. Seule la galerie partant du pore et qui longe tangentiellement le tympan subit une « mélanisation ». Il en est de même lorsque la larve sort de la chambre atriale du stigmate mésothorscique et le pore s'ouvre à travers la membrane pro-mésothoracique, lorsque exceptionnellement la larve émerge par la chambre atriale du stigmate métathoracique et le pore se forme à travers la membrane articulaire mésocoxale.

En définitive, la tache en « V » n'apparaît que lorsque le pore est ouvert à travers la membrane pleurale abdominale. La larve, sortant alors de la chambre atriale d'un stigmate abdominal ou du tronc trachéen longitudinal médio-ventral au voisinage d'un stigmate, se fraye un chemin dans les tissus occupant le repli formé par la membrane pleurale. J'ai étudié ce cas en premier, puisque c'est là que l'édification du pore a été décrite la première fois (PRESCOTT 1961) et parce que les processus sont plus faciles à comprendre, tous les trajets étant matérialisés.

γ. Variantes des modalités d'ouverture du pore.

Les modalités de formation du pore respiratoire de *Symmictus costatus* sont susceptibles de présenter diverses variantes dont la connaissance est d'un certain intérêt.

Trois cas ont été observés.

1° *Le cas général*, rapporté au-dessus, comporte l'ouverture d'un pore à travers la cuticule après passage par la chambre atriale du stigmate voisin.

2° *Une variante, relativement fréquente* (2 à 3 % des cas), consiste en l'ouverture directe du pore à travers la chambre atriale (LÉONIDE 1963 *a* : 11, fig. 3). Ce mode apparaît comme résultant d'une déviation du comportement habituel du planidium. J'ai, en effet, remarqué à plusieurs reprises que des tubes s'ouvraient directement dans la chambre atriale à quelques millimètres du stigmate, *là où fait normalement saillie la larve* lorsqu'elle va édifier un pore tégumentaire et creuser la galerie « trachée-pore ». Tout se passe comme si la larve commençait à construire son pore selon les modalités utilisées dans les cas d'ouverture tégumentaire, puis pour des raisons inexpliquées édifiait son tube respiratoire à partir du point d'émergence sur l'atrium.

Source : MNHN, Paris

3° *Une variante rare* (2 cas sur 700) réside dans l'ouverture du pore à travers une trachée, loin d'un stigmate. La larve, après avoir séjourné dans les trachées, perfore à un moment donné la paroi de l'une d'elles, loin d'une chambre atriale, et fait saillie en un point où s'édifiera le tube respiratoire (Léonide 1963 *a* : 13, fig. 4).

Les modalités de formation du pore dans ces deux derniers cas se conçoivent aisément et laissent entrevoir ce que peuvent êtra celles qui président à l'édification du pore respiratoire de *Trichopsidea clausa*. L'ouverture trachéenne du pore, exceptionnelle chez *S. costatus*, devient le mode chez *T. clausa*. Le déterminisme des variations des modalités de formation des pores, à l'intérieur d'une même espèce ou d'une espèce à l'autre, est inconnu. Mais chez *S. costatus*, il n'y a aucun rapport entre le point de pénétration et la fixation trachéenne ou tégumentaire. Des larves ayant pénétré à travera le tégument se sont fixées sur des trachées, une larve s'étant introduite par une trachée a formé un pore tégumentaire. Chez *S. costatus*, la fixation trachéenne apparaît, par sa rareté, le vestige d'une modalité ancestrale qui se serait maintenue chez *T. clausa*. Mais des informations complémentaires seront nécessaires avant que l'on puisse affirmer que l'ouverture trachéenne du pore est, chez les Némestrinidés, un processus primaire et que l'ouverture tégumentaire résulte d'une évolution secondaire.

c. *Croissance et nutrition.*

La croissance linéaire des planidia de *Symmictus costatus* est faible. Ces larves passent de 0,75 mm à 1,2 mm de long au maximum.

Nutrition et croissance du planidium ne se produisent qu'au cours de la phase endoparasitaire fixée. Aucune prise d'aliment, aucun allongement du corps n'ont été constatés chez le planidium hors de l'hôte ou séjournant dans les lumières trachéennes, même depuis plus de 8 jours.

Le régime est vraisemblablement plasmophage. Cependant le tube digestif translucide chez un planidium localisé dans les trachées devient, en général, rouge brique après ouverture du pore. Il se peut que cette coloration soit déterminée par l'ingestion de substances, tels des fragments de tégument, au moment de cette ouverture.

A la fin de sa vie, des handelettes blanchâtres de corps gras apparaissent dans le corps de la larve.

d. *Mue.*

La mue intervient dans un délai assez court après la formation du pore et de la partie proximale du tube respiratoire et avant l'édification du tube respiratoire proprement dit. Cela est attesté par la présence de l'exuvie I qui se rencontre adhérant à la paroi du tube respiratoire, dans sa partie proximale non spiralée. Ce fait, observé ches *Symmictus costatus* et qui a échappé à Greathead (1958), avait été signalé dès 1943 par Crouzel & Salavin chez *Neorhynchocephalus sulphureus* et par Smith (1958) chez *Trichopsidea clausa*.

e. *Durée du stade I.*

Trois phases distinctes sont reconnaissables dans la vie de la larve I. La première, libre, va de l'éclosion à la pénétration. La deuxième est représentée par la période durant laquelle la larve séjourne dans les lumières trachéennes de l'hôte. La troisième, au cours de laquelle la larve édifie le pore et la partie proximale du tube respiratoire, constitue la phase endoparasitaire fixée et se termine par la mue.

Il est difficile de déterminer la durée de ces phases dont les deux premières, en particulier, sont éminemment variables.

La durée de la première, qui correspond au délai nécessaire au planidium pour découvrir un hôte convenable, peut être de 10 jours. Le séjour dans les trachées de l'hôte a varié de 2 à 10 jours. En revanche, une fois le pore formé, la larve ne tarde pas à muer. La durée de la troisième phase doit être courte, de l'ordre de 2 à 3 jours — comme le laissent présumer les autopsies que j'ai réalisées, après infestation expérimentale, à des intervalles de temps malheureusement irréguliers. Ainsi, une jeune larve II a pu être trouvée 3 jours après l'apparition du pore; la présence des larves II a été constatée lors de toutes les autopsies pratiquées 6 jours après.

f. *Signification du stade I.*

La larve I représente un stade hautement spécialisé qui assure la recherche de l'hôte, la pénétration, la formation du pore respiratoire. Cette spécialisation se traduit dans l'anatomomorphologie de la larve (présence de soies, d'importantes glandes salivaires, de pièces buccales

Source . MNHN, Paris

relativement robustes) comme dans sa physiologie (aptitude au saut, résistance aux conditions physiques externes, comportements complexes et élaborés). Cette spécialisation apparaît également dans le contraste existant entre la longueur, la complexité des phases libres de la vie de cette larve et la brièveté, la simplicité de sa phase endoparasitaire fixée. Elle apparaît encore dans la faiblesse de la croissance et de la nutrition. Tout se passe comme si le planidium, ayant achevé la tâche qui lui incombe, ne prolonge pas son existence et mue dès que la partie proximale du tube respiratoire est édifiée.

2. Vie des autres stades larvaires.

Les Némestrinidés comptent quatre stades larvaires.

Spencer (1958 : 508) n'en était pas certain. Pourtant ce fait avait déjà été remarqué ez *Neorhynchocephalus sulphureus* par Crouzel & Salavin (1943). Chez *Symmictus status* mes observations ne laissent aucun doute à ce sujet (voir Section A).

Pendant toute la vie endoparasitaire, les larves II, III et IV de *S. costatus* et des autres émestrinidés acridiophages demeurent fixées au tube respiratoire.

Les mues interviennent sans rupture de la connexion respiratoire et les exuvies, à l'exception des stigmates, se retrouvent adhérant à la face externe du tube. L'exuvie I se rencontre, comme nous venons de le voir, juste avant la limite de la partie proximale, l'exuvie II à environ 2 mm de la précédente. L'exuvie III peut être découverte à l'extrémité distale, à la base de l'évasement mais elle peut également être rejetée dans la cavité générale de l'hôte. Cette distribution des exuvies avait été observée par Crouzel & Salavin (1943) chez *N. sulphureus* et Smith (1958) chez *N. sackenii* et *Trichopsidea clausa*.

On déduit de cette distribution que la majeure partie du tube respiratoire est édifiée au cours de la vie du troisième stade larvaire.

a. *Localisation.*

Étant fixée, la larve est localisée étroitement au début, moins strictement lorsque le tube atteint une certaine longueur. Elle se place alors, dans la cavité thoraco-abdominale, sa tête orientée vers celle de l'hôte, comme l'avait remarqué Prescott (1955 : 398) chez *Neorhynchocephalus sackenii* et Greathead (1958 : 113) chez « *Symmictus flavopilosus* ».

b. *Durée de vie de chaque stade.*

Je ne dispose guère de renseignements précis sur la longévité de chaque stade larvaire car les expériences de contamination *in vitro*, réalisées avec succès dans un nombre limité de cas, ont été utilisées pour l'étude des problèmes concernant la larve I. Cependant, grâce au nombre important d'hôtes récoltés dans la nature et disséqués à des dates connues, j'ai pu me faire une opinion approximative de la durée globale du développement et de celle de chaque stade.

La durée globale du développement larvaire — de l'infestation à la sortie des larves mûres — est longue et a varié, d'après mes observations, de 30 à 50 et même 67 jours (en moyenne 40 jours). En fait, cette valeur ne représente pas uniquement le temps nécessaire au développement larvaire, mais également celui pendant lequel le planidium a vécu sans s'accroître dans les trachées de l'hôte et qui peut atteindre 10 jours.

Elle est besucoup plus élevée que celle de 9 à 14 jours proposée par Greathead (1958 : 115) qui, sans doute, a méconnu la durée des jeunes stades larvaires (en particulier le stade I), mais analogue à celles constatées chez *Neorhynchocephalus sulphureus* par Crouzel & Salavin (1943) [31 à 39 jours] et chez *N. sackenii* par Prescott (1960 : 519) [23 à 39 jours].

La longévité de chaque stade a été difficile à préciser. Mais les résultats sont intéressants, aucune donnée n'existant à ce propos.

Le stade II a une vie brève. J'ai pu, *in vitro*, observer, lors d'une dissection réalisée 8 jours après l'apparition du pore, une jeune larve III venant de muer. Si l'on sait que la phase fixée de la larve I n'excède pas 2 à 3 jours, cette observation conduit à reconnaître pour le stade II une durée de 5 à 6 jours. La brièveté de ce stade apparaît d'ailleurs dans le fait que l'exuvie II se trouve seulement à 2 mm de l'exuvie I sur le tube respiratoire.

La durée du stade III est certainement la plus longue. Ce point avait été noté par Greathead (1958). La fréquence élevée avec laquelle l'on rencontre les larves III à la dissection (8 à 12 jours après l'apparition du pore on ne relève que des larves III et on les trouve couramment jusqu'au 35e jour) et la longueur, mesurée par l'espacement séparant l'exuvie II

Source : MNHN, Paris

de l'exuvie III, du tube respiratoire édifié pendant ce stade, l'indiquent. J'estime entre 13 et 23 jours, peut-être davantage, la durée de ce stade.

Le stade IV, en revanche, s'observe rarement au cours des dissections; on peut voir dans cette rareté relative la preuve de sa brièveté. D'après mes observations, sa durée ne doit pas excéder une semaine.

c. *Croissance et nutrition.*

Chez la larve II la croissance est sensible surtout en longueur — elle passe de 1,1-1,2 mm à 3,5-3,8 mm. Au cours de sa vie, la larve continue à accumuler des réserves visibles sous la forme de lobes « adipeux » blanchâtres. Le contenu du tube digestif, rougeâtre tout de suite après la mue, se teinte en jaune clair parfois en orange, ce qui traduit, sans doute, la plasmophagie et une certaine stéatophagie.

Pendant toute sa vie, la larve III s'accroît d'une manière importante en longueur. Celle-ci passe de 3,5 mm à 8-10 mm; le diamètre de 0,7 à seulement 1 mm. Un peu avant la fin de sa vie, la larve III considérablement allongée, ressemble à une larve « fil de fer ». Puis elle subit une brusque et brève (comme en témoigne l'extrême rareté des larves à ce stade dans les dissections) mais intense croissance en largeur qui atteint 3 mm. Elle accumule des réserves sous forme de corps gras qui devient abondant. La nutrition est, sans doute, plasmophage et légèrement stéatophage.

Le stade IV marque un changement net dans la physiologie du parasite. Comme l'atteste l'apparition des lésions, absentes jusqu'ici chez l'hôte, la nutrition devient sarcophage. La croissance se poursuit, la longueur passant de 10 à 15 mm, le diamètre de 3 à 5,5 mm (au point le plus large). Elle s'accompagne d'une accumulation importante de réserves alimentaires sous forme de corps gras. La larve devient opaque et blanc jaunâtre.

A aucun moment de son existence endoparasitaire la larve ne rejette de cordons de déjection. Les trois derniers segments de l'abdomen et l'anus sont d'ailleurs enveloppés par la gaine et l'on ne retrouve, ni dans le tube ni dans l'hôte, trace de déjection.

d. *Mue.*

J'ai eu l'occasion d'observer des larves II et III en train de muer. L'apparition des ébauches des structures propres au stade suivant se fait chez la larve âgée en commençant par les stigmates postérieurs ensuite par les pièces buccales. Les stigmates s'édifient légèrement au-dessus et autour des anciens. Après l'élimination de ces derniers on peut voir, vers le milieu des plateaux stigmatiques, un orifice qui correspond à l'emplacement du stigmate précédent, comme cela est courant chez les Diptères (Keilin 1915 : 86, 1944 : 5-6).

L'exuvie est rejetée en deux parties. La partie antérieure, qui comporte le tégument et les pièces buccales, est éliminée à l'extérieur contre la paroi du tube respiratoire. Les stigmates postérieurs, qui ne se rencontrent jamais avec la partie exuviale mentionnée ci-dessus, tombent sans doute dans la lumière du tube. Mais je ne suis pas parvenu à les découvrir. L'élimination des stigmates postérieurs s'effectue chez la jeune larve avant même que les pièces buccales soient sclérifiées.

3. Aspects globaux de la vie endoparasitaire.

Je traiterai ici des phénomènes biologiques qui ne sont pas particuliers à un stade larvaire, mais qui s'étalent sur une grande partie, si ce n'est la totalité, de la vie endoparasitaire.

a. *Siphonogenèse et fixation des larves.*

Chez les Némestrinidés scridiophages, la siphonogenèse [1] et la fixation des larves offrent des particularités qui méritent d'être soulignées.

Le tube respiratoire, qui s'ouvre en un point différent de celui de la pénétration, a la signification d'un siphon secondaire au sens de Pantel (1910) [voir *supra*].

La siphonogenèse est induite par la larve du stade I aussi bien chez l'hôte larvaire qu'adulte. Chez *Symmictus costatus*, j'ai observé des tubes respiratoires dans quelques hôtes larvaires et la plupart du temps chez des hôtes adultes. Le tube de « *S. flavopilosus* » s'est formé chez des *Locusta migratoria* aux stades II, III, IV et nymphaux (Greathead 1958); celui de *Neorhynchocephalus sackenii* s'édifie chez l'hôte au stade larvaire aussi bien qu'au stade imaginal (Prescott 1955, 1961).

1. L'emploi du terme siphonogenèse dans le cas des Némestrinidés sera justifié au chapitre VI.

Source : MNHN, Paris

α. Morphologie du tube respiratoire (fig. 47).

La morphologie du siphon respiratoire, qui en réalité est un véritable tube, est unique en son genre. Cette formation a été remarquée par presque tous les auteurs qui se sont occupés de Némestrinidés larvaires [1] et c'est, en fait, ce qui a attiré l'attention des chercheurs en premier lieu à l'ouverture des Orthoptères parasités. Si Olliff (1892) ne le mentionne pas, cela tient probablement au fait qu'il n'a pas disséqué l'hôte. Mais Potgieter (1929) le remarque fort bien et baptise *Symmictus costatus* « *the tailed maggot fly* ».

La première description qui en ait été donnée est celle de Crouzel & Salavin à propos de *Neorhynchocephalus sulphureus* en 1943. Ces auteurs en présentèrent d'excellents dessins. On en trouve ensuite une description chez Shulov (1948), Prescott (1955, 1960, 1961), Greathead (1958), Spencer (1958), Léonide (1962 *b*, 1963 *a*).

Ce tube comporte trois parties :

— une partie initiale, non spiralée, indurée, mélanisée [je l'ai qualifiée (1962 *b*) de proximale [2] en me basant sur le sens de son développement] qui s'ouvre par le pore respiratoire;

— une partie médiane, allongée, pouvant atteindre 2 cm de long, caractérisée par la spiralisation de sa paroi, sa structure cornée, sa couleur brunâtre; cette spirale ne représente pas un épaississement de la paroi mais un plissement (on note plusieurs inversions du sens de la spiralisation qui est tantôt dextre, tantôt sénestre), elle représente comme l'ont fait remarquer Crouzel & Salavin (1943) la conformation idéale pour s'opposer à l'étranglement qui ne manquerait pas autrement de se produire vu la longueur;

— une partie terminale, formant l'entonnoir proprement dit et enveloppant les trois derniers segments de la larve, également cornée, brunâtre mais plus hyaline, se terminant par une frange non cohérente, gélatineuse, granuleuse, translucide, semblable à un dépôt hémocytaire.

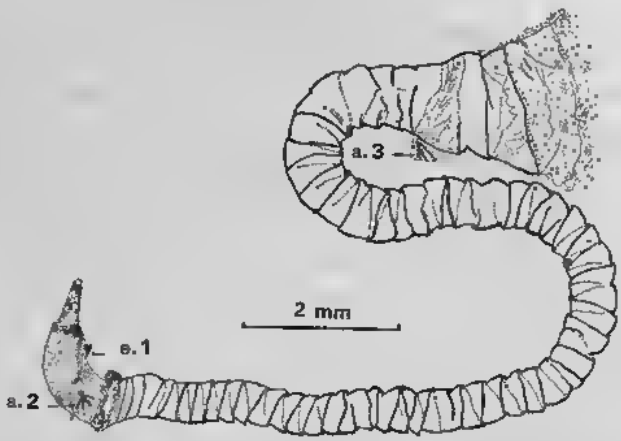

Fig. 47. — Tube respiratoire de *Symmictus costatus*; noter les trois régions : initiale non spiralée, moyenne, distale évasée en entonnoir, et la position des exuvies I (*e.* 1), II (*e.* 2) et III (*e.* 3); remarquer également les inversions du sens de la spiralisation.

La longueur du tube respiratoire est fluctuante. Crouzel & Salavin (1943) indiquaient que celle du tube de *N. sulphureus* variait de 8 à 16 mm. Prescott (1955 : 398) notait que le tube de *Neorhynchocephalus sackenii* est court, celui de *Trichopsidea clausa* long. En 1961 (p. 559) cet auteur constate que le tube de *N. sackenii* est d'autant plus court

1. Handlirsch (1883) ne mentionne pas le tube respiratoire d'*Hirmoneura obscura*. Étant donné le caractère remarquable de cette formation, il est difficile d'admettre qu'elle soit passée inaperçue de cet auteur. Les Némestrinidés parasites de larves de Coléoptères n'induiraient-ils pas la formation d'un tube respiratoire ? Cette question reste actuellement sans réponse.

2. Prescott (1955 : 398) l'a nommée distale en se basant par rapport à la larve.

Source : MNHN, Paris

que le point de fixation est postérieur et d'autant plus long que le pore s'ouvre antérieurement; l'allongement pouvant être, dans les cas extrêmes, double ou triple de la longueur initiale.

Cette relation entre la longueur du tube et son point de fixation s'explique par l'orientation des larves III et IV qui tournent toujours leur partie postérieure vers l'arrière de la esvité générale de l'bôte. Si le pore respiratoire s'ouvre dans cette région, le tube est court; si le pore est situé antérieurement, le tube doit obligatoirement être plus long afin d'atteindre la région postérieure de l'hôte. La relation longueur/lieu de fixation, observée chez *N. sackenii*, semble exister chez *S. costatus*. Dans une note (1963 *a* : 17) j'ai donné une série de 40 mesures de tube respiratoire de *S. costatus* selon les lieux de fixation. La longueur a varié de 8 à 19 mm. La longueur moyenne fut de 10 mm pour ceux fixés dans l'abdomen, de 13 mm pour ceux fixés dans la membrane tympanique et de 16 mm dans la membrane pro-mésothoracique.

La structure histologique de ce tube n'a douné lieu à aucune étude. CROUZEL & SALAVIN (1943) ont fait une coupe macroscopique chez *N. sulphureus* et distinguent trois couches. Divers arguments permettent de considérer que le tube des Némestrinidés se forme de manière analogue aux sipbons des Tachinidés. Ces arguments faisant appel aux dounées acquises sur la siphonogenèse chez les Diptères en général, les questions de la morpbogenèse du tube respiratoire et de sa spiralisation seront traitées dans le Chapitre VI.

β. Lieu de fixation des tubes respiratoires.

Au début des recberches sur la biologie larvaire des Némestrinidés, PRESCOTT (1955), GREATHEAD (1958), SPENCER (1958) étaient arrivés à la conclusion que, pour chaque espèce, le tube respiratoire devait avoir un lieu de fixation (ou d'ouverture du pore) particulier et bien localisé dans le corps de l'hôte.

SMITH (1958), indique que le point d'attacbe du tube peut servir à distinguer les différentes espèces (américaines).

Après GREATHEAD (1958), j'ai montré (LÉONIDE 1963 *a*) qu'il existait, chez *Symmictus costatus*, des zones modales de fixation. Sur 353 tubes respiratoires observés cbez le Criquet marocain, 60 % s'ouvraient à travers la membrane tympanique, 33 % à travers la membrane pro-mésothoracique et 7 % seulement à travers la membrane pleurale au niveau des différents stigmates abdominaux, voire sur une tracbée. L'ouverture du pore à travers la membrane tympanique n'était pas connue, jusqu'alors, chez les Némestrinidés.

Ayant poursuivi mes observations, j'ai confirmé la réalité de l'existence des zones privilégiées et j'ai allongé la liste des points de fixation situés bors de ces zones. Il existe deux régions préférentielles de fixation : les portions de la membrane tympanique et de la membrane pro-mésothoracique environnant les stigmates correspondants. Ces deux régions totalisent 91 % de 936 cas. Mais 9 % des tubes de *S. costatus* s'ouvraient, bors de ces zones, en des points divers. J'en ai observé aux divers nivesux de la membrane pleurale de l'abdomen, de la partie dorsale des membranes articulaires procoxale et mésocoxale et même des membranes articulaires des valves du stigmate métatboracique.

S. costatus peut ouvrir son pore à travers n'importe quelle région du corps de l'bôte pourvu que cette dernière présente, dans le voisinage immédiat d'un stigmate, une membrane mince aussi petite soit-elle.

Cependant, par suite du surparasitisme constant dans nos observations, l'étude statistique de la répartition des pores n'est pas suffisante pour donner une idée exacte du mode de fixation. Il est évident que lorsque la région modale de fixation d'une larve est occupée, les larves qui arrivent ensuite sont obligées de s'installer ailleurs alors qu'elles ne le feraient peut-être pas autrement. Pour pallier cet inconvénient, j'ai étudié les lieux de fixation en fonction de l'ordre d'arrivée des larves, en tenant compte de leur taille. La première arrivée se fixe souvent sur le tympan, la seconde sur la membrane pro-mésothoracique et généralement les 2 tympans et les 2 membranes pro-mésothoraciques sont occupés avant que ne le soient les autres régions. Quelquefois la membrane pro-mésothoracique est utilisée avant le tympan. Cela confirme que cbes *S. costatus* la zone modale de fixation correspond bien à l'aire tympanique et à l'aire pro-mésothoracique avec une certaine prédominance de la première, sans que cela ne soit absolu.

Dans chaque zone modale l'emplacement du pore est généralement bien déterminé. Au nivesu de la membrane pro-mésothoracique le pore apparaît en arrière du stigmate. Je ne connais que deux exceptions : celles d'un pore ouvert en avant et d'un autre en dessous. Au nivesu du tympan, j'ai montré (1962 *b*) que l'emplacement exact du pore était déterminé

Source : MNHN, Paris

par la configuration de cet organe. Le planidium émergeant du tronc trachéen (issu du 1er atigmate abdominal) rencontre le corps en forme de gouttière fortement sclérifié et ne parvient à perforer la membrane tympanique que dans deux positions : en desaus ou en dessous cette formation.

Les variations de la localisation des points de fixation pourraient dépendre de l'espèce et du stade de l'hôte. Cette opinion avait semblé trouver ses fondements dans les différences de pourcentage des divers lieux de fixation, selon les hôtes hébergeant *S. costatus* (cf. LÉONIDE 1963 *a*). De nouvelles observations (consignées dans le Tableau XVII) montrent que cette influence n'est peut-être pas aussi sûre que ce que je l'avais pensé tout d'abord.

TABLEAU XVII. — **Fréquence des différents lieux de fixation du tube respiratoire de *Symmictus costatus*, selon ses divera hôtes**

Hôtes	Nombre de cas de fixation constatés au niveau des membranes					
	pro-mésothoraciques		tympaniques		diverses	
	En valeur absolue	En pourcentage	En valeur absolue	En pourcentage	En valeur absolue	En pourcentage
Dociostaurus maroccanus Thunb.	219	39	308	55	35	6
Calliptamus italicus (L.)....	47	19,5	167	69,5	27	11
Oedipoda coerulescens L.	28	28	60	60	12	12
Oedaleus decorus (Germ.)...	11	33	13	39	9	27
Chez les quatre espèces	305	32,5	548	58,5	83	9

Je n'ai pas noté de localisations différentes des pores chez *Oedipoda coerulescens* larvaire ou adulte.

Dans les deux seuls *Dociostaurus genei* infestés par *S. costatus* que j'ai observés, le tube respiratoire s'ouvrait sur une trachée; sa forme était anormale, non spiralée, très irrégulière; il ressemblait aux formations grossières, produites par une réaction d'enespaulement et de mélanisation que l'on rencontre parfois dans les hôtes. Cet exemple atteste une influence de l'espèce de l'hôte sur la localisation et la forme du tube respiratoire.

Ces questions ne sont donc pas clarifiées. D'autres observations seront nécessaires pour établir le rôle que joue réellement l'hôte dans le déterminisme de la zone de fixation.

Quoiqu'il en soit, étant donné le caractère simplement modal, et non point constant, de la répartition des pores et des lieux de fixation des tubes respiratoires propre à chaque espèce de Némestrinidés, la localisation d'un tube isolé ne peut être utilisée, sans risque d'erreur, pour la diagnose des espèces à l'état larvaire.

Cette réserve faite, il n'en demeure pas moins que certains Némestrinidés présentent des tubes respiratoires qui sont normalement fixés sur des trachées. C'est le cas de *Trichopsidea clausa* (cf. SMITH 1958, SPENCER 1958, PRESCOTT 1955, 1961). D'après PRESCOTT (1961), le tube respiratoire de *T. clausa* apparaît invariablement attaché aur la chambre atriale du stigmate métathoracique et du premier stigmate abdominal. De nouvelles investigations en cours ont déjà montré à cet auteur que la connexion du tube de *T. clausa* pouvait en réalité s'effectuer avec des trachées diverses parfois éloignées des chambres atriales, telles les trachées de la espsule céphalique. En fait, dès 1958, SPENCER (p. 508) indiquait que *T. clausa* était fixé sur les petites trachées, comme aur les grands troncs trachéens du thorax et de l'abdomen,

Source : MNHN, Paris

mais jamais sur les sacs sériens. Jusqu'ici *T. clausa* était le seul Némestrinidé connu dont le tube respiratoire fut fixé sur les trachées de l'hôte. J'ai découvert en 1965 un Némestrinidé indéterminé (qui pourrait être *Neorhynchocephalus tauscheri*) qui se développe dans *Platycleis denticulata* et dont tous les tubes respiratoires observés (une dizaine) étaient fixés sur le tronc trachéen issu du stigmate pro-mésothoracique, à une distance variable, parfois éloignée, de la chambre atriale. D'autres Némestrinidés ouvrent leur pore à travers le tégument de l'hôte. C'est le cas de *Neorhynchocephalus snckenii* qui le fait de préférence dans la membrane pleurale de l'abdomen (Prescott 1961), de « *Symmictus flavopilosus* » dont le tube est généralement attaché à la membrane pro-mésothoracique (Greathead 1958) et de *S. costatus*. C'est encore celui de *Neorhynchocephalus sulphureus* dont le pore s'ouvrirait, si l'on en croit Crouzel & Salavin (1943), à travers les parties latérales et dorsales (?) des segments abdominaux, dans les articulations coxales, les pleures et même dans le tégument dur du sternum [1] !

γ. Devenir du tube respiratoire à la mue de l'hôte.

Les Némestrinidés pouvant infester l'hôte à l'état larvaire et y déterminer la formation d'un tube respiratoire, il était intéressant de savoir ce qu'allait devenir ce tube au moment de la mue. Cette question a été résolue chez *Neorhynchocepholus sackenii* par Prescott (1961) et chez *Symmictus costatus* par Léonide (1962 *b*). La mue n'interrompt à aucun moment la connexion respiratoire et n'entrave pas le développement du parasite.

Le processus qui assure la nouvelle fixation est essentiellement mécanique. Avant que l'hôte parasité ne mue, le nouveau tégument qui s'édifie sous le précédent ne peut se constituer au niveau de la partie proximale du tube et il se forme une fenêtre qui l'encercle. Au moment du rejet de l'exuvie, le tube qui y adhère est entraîné; il coulisse, dans la fenêtre formée dans le nouveau tégument, jusqu'à ce qu'il se bloque, ce qui ne manque pas de se produire du fait de sa forme conique. Le tube respiratoire se rompt alors au niveau de l'ancien tégument soit à celui du nouveau. Dans le premier cas, il fait saillie de presque 1 mm. Dans le second, il ne fait pas saillie mais le pore est de plus grand diamètre; un fragment de tube se retrouve sur l'exuvie comme j'ai pu l'observer chez *S. costatus*.

Prescott (1961 : 560, fig. 4 B et C) a photographié les deux aspects de ce néopore (chez *N. sackenii*) qu'il qualifie de secondaire. J'ai personnellement noté les deux mêmes aspects chez *S. costatus;* j'ai eu, au surplus, la chance de suivre le déroulement de la mue d'un hôte infesté.

Certaines questions ne sont cependant pas résolues, en particulier, celle de l'adhérence au nouveau tégument. Il paraît improbable que le coincement suffise à assurer la fixation. J'ai constaté que le tube, 24 heures après la mue, n'est pas étroitement attaché et peut être extrait de l'orifice au sein duquel il est engagé, sans rupture. Vraisemblablement il se produit une adhérence au nouveau tégument à la suite d'une réaction ignorée, l'apparition d'un caillot hémocytaire par exemple.

Un autre point demeure imprécis. Comment l'élimination de l'exuvie parvient-elle à provoquer la rupture du tube ? Il est possible mais non démontré que les efforts accomplis par le Criquet au cours de la mue en soient seuls responsables. Il se pourrait également que les enzymes qui assurent la dissolution de l'endocuticule du vieux tégument puissent provoquer une altération du tube à ce niveau. C'est ce que l'expérimentation future éclaircira.

b. *Surparasitisme et conséquences.*

Étant donné l'énorme quantité de planidia disséminés dans les foyers parasitogènes, il n'est pas surprenant que plusieurs larves puissent pénétrer dans un même hôte. Le surparasitisme s'est révélé fréquent chez les Némestrinidés. Prescott (1955) signalait, à propos des espèces américaines, que plusieurs larves pouvaient pénétrer dans un hôte comme en témoigne l'existence, chez ce dernier, de divers débuts de tube respiratoire. Spencer (1958) formule les mêmes remarques à propos de *Trichopsidea clausa*. Dans une note (1963 *a*) j'ai étudié en détail cet aspect de la biologie de *Symmictus costatus*. En Crau, sur 273 Orthoptères disséqués 35 % n'hébergeaient qu'un seul parasite, 30 % en hébergeaient deux, 15 % trois, 13 % quatre et 7 % davantage. Le nombre maximum observé fut de huit.

Le surparasitisme n'est cependant pas de règle chez les Némestrinidés. Conséquence directe de l'existence des foyers parasitogènes, il sera plus fréquent chez les *Hirmoneurinae*

1. Une nouvelle étude de ce Némestrinidé argentin serait souhaitable.

Source : MNHN, Paris

que chez les *Nemestrininae*. Ainsi dans la station du *Neorhynchocephalus tauscheri*, où la population de ce Diptère est clairsemée et où mes recherches ont abouti à la découverte de larves de Némestrinidés chez *Platycleis denticulata*, seulement 7 % des hôtes étaient infestés et aucun n'hébergeait plusieurs larves.

Si les infestations sont multiples, la cohabitation des larves de même espèce dans un hôte ne semble pas possible. L'élimination des larves surnuméraires avait été notée par Prescott (1955) et Spencer (1958) qui constataient qu'en dépit du nombre des parasites ayant pénétré dans l'hôte un seul se développait complètement. D'après Spencer (*l. c.*), lorsqu'exceptionnellement deux larves furent rencontrées vivantes, leur taille n'excédât pas 2 mm.

Je ne reviendrai pas en détail sur les problèmes afférenta à l'époque et au taux d'élimination des larves surnuméraires chez *S. costatus* et je rappellerai seulement les conclusions de mon étude plus détaillée de 1963 *a*.

Au début de l'infestation, 4, 5 larves, ou davantage, peuvent vivre ensemble mais le nombre des survivantes diminue progressivement au fur et à mesure de leur croissance.

La mortalité des larves surnuméraires se produit à tous les stades du développement, avec toutefois prépondérance au cours des deux premiers. Cependant un nombre non négligeable de larves peuvent survivre jusqu'au stade III. En 1963 (p. 26) sur 72 hôtes parasités contenant une larve IV, 23 hébergeaient une larve III vivante. Je n'ai observé, en revanche, qu'une fois deux larves IV dans le même hôte, l'une des deux était d'ailleurs morte. La cohabitation de deux larves IV paraît donc extrêmement rare, voire impossible; une seule larve IV de *S. costatus* se développe complètement. Au moment où elle quitte l'hôte, une ou plusieurs larves III peuvent encore être en vie. Mais la sortie de la première larve entraîne la mort de l'hôte et celle des larves ayant survécu jusque là.

Comment s'effectue l'élimination des larves surnuméraires ? Très souvent, il existe un décalage dans le degré de développement des diverses larves; dans les cas extrêmes une larve I vivante peut cohabiter avec une larve IV. Mais chez les Némestrinidés, on se trouve dans l'impossibilité de connaître les raisons de ce décalage qui peut provenir soit d'infestations successives étalées dans le temps, soit, même dans le cas d'infestations simultanées, de la durée variable du séjour des planidia dans les trachées de l'hôte.

Faute de pouvoir tirer argument de cet étalement, l'interprétation des causes de la mortalité des larves surnuméraires est délicate. On peut y voir le résultat des réactions de défense de l'hôte, des actions traumatisantes que s'infligent les larves ou d'une déplétion alimentaire résultant de la concurrence larvaire. Tous ces facteurs ont une responsabilité plus ou moins grande. La fréquence des blessures qui se voient sur les larves mortes atteste l'existence des actions traumatisantes. J'ai, plusieurs fois, constaté que la plus grande de deux larves vivant fixées côte à côte présentait, dans toute la partie inférieure de son corps et jusqu'au niveau des pièces buccales de la petite, une série de blessures qui ne peuvent être que le résultat des traumatismes perpétrés tout au long de la croissance par la jeune larve. Cette action est une conséquence directe de la promiscuité qui, elle-même, provient initialement du surparasitisme. Dans une note (1962 *b* : 554, fig. 3) j'ai étudié en détail ce problème, notamment dans la région de la membrane tympanique. Lorsque le planidium, qui fait saillie de la chambre atriale et a le choix pour édifier son pore entre deux positions imposées par la morphologie du tympan, survient alors que ces deux positions sont occupées, il s'installe dans l'espace restant libre. Jusqu'à cinq tubes respiratoires peuvent s'encastrer les uns à côté des autres avant que les planidia se logent dans une région extra-modale. Pendant la formation du pore, au milieu de cet empilement de tubes, les occasions d'élimination par pressions, délaminations, perforations, sont nombreuses. Après apparaissent celles résultant de blessures que s'infligent les larves du fait de leur voisinage.

Dans ces conditions, la plupart des larves meurent jeunes : stade II ou jeune stade III, comme en témoigne le faible nombre de tubes, nn ou deux tout au plus, qui prennent de l'importance par rspport à ceux qui avortent rapidement. Le taux de mortalité des larves surnuméraires hébergées par *Calliptamus italicus* (calculé sur 130 cas) fut de 7 % au stade I, 10 % au stade II, 9 % au stade III et 4 % au stade IV.

Lorsque les larves se fixent en des points éloignés les uns des autres, elles ne peuvent entrer en contact que lorsque leur tube a atteint nne longueur suffisante. Le mécanisme d'élimination est alors inconnu. On trouve sonvent les larves mortes, mélanisées, parfois momifiées, séparées du tube respiratoire et gisant en un point quelconque de l'hémocœle.

Source : MNHN, Paris

Mais j'ai rencontré des larves mortes appendues à l'extrémité de tubes respiratoires ayant évolué en capsules. Des cas semblables ayant été notés alors que la larve est seule occupante, l'action des larves surnuméraires ne peut toujours être mise en cause. Chez les Némestrinidés, comme ailleurs (voir Chap. VI), les réactions de défense de l'hôte se manifestent avec davantage d'acuité chez ceux qui sont surparasités.

La cohabitation des larves de Némestrinidés avec d'autres larves de Diptères est relativement fréquente (Crouzel & Salavin 1943 : 24, Prescott 1955 : 399, Spencer 1958 : 508, Léonide 1963 *a* : 27-28). Les observations quant aux conséquences de cette cohabitation sont contradictoires.

D'après Prescott (1955), l'intolérance des larves de *Neorhynchocephalus sackenii* s'exerce vis-à-vis des larves de Némestrinidés, la cohabitation avec celles de Sarcophagidés paraît possible. Spencer (1958) notait, au contraire, la suprématie des larves de Némestrinidés dans leur compétition avec celles de Tachinidés et Sarcophagidés qui sont détruites.

En Crau, mes observations entraînent à des conclusions plus nuancées. J'ai assisté au développement simultané dans le même hôte d'une larve IV de Némestrinidé et d'une larve III de Sarcophagidé (*Blaesoxipha lineata* Fall.), chacune quittant d'ailleurs à maturité le Criquet par leur voie de sortie habituelle. J'ai également rencontré des larves de Sarcophagidés mortes à divers stades dans des hôtes renfermant des larves de *Symmictus costatus* vivantes. J'ai, une fois, trouvé 2 larves III vivantes d'un Tachinaire *Acemyia* voisinant avec des larves II de *S. costatus*. La cohabitation successive d'un Sarcophagidé ou d'un Tachinidé (*Acemyia*) avec *S. costatus* a aussi été observée comme en témoigna la découverte d'hôtes qui hébergeaient des larves vivantes de Némestrinidés et les exuvies d'un Sarcophagidé ou d'un Tachinidé.

III. PHASE POST-PARASITAIRE

La phase post-parasitaire de la vie préimaginale des Némestrinidés présente, chez les espèces connues, des caractères communs. Après la sortie, les larves s'enterrent et demeurent en diapause dont la durée peut être de plusieurs années. La nymphose se produit quelques semaines avant l'éclosion ; la nymphe active gagne la surface du sol où a lieu l'imaginalisation.

1. Vie larvaire libre.

Les données sur la phase larvaire libre sont assez abondantes mais superficielles. Le IV^e^ stade larvaire est le plus anciennement connu. Ce sont, en effet, ces larves que recueillirent Olliff (1892), Potgieter (1929) et Noble (1936).

a. *Sortie.*

Quelque temps avant la sortie, la larve abandonne son tube respiratoire — qui demeurera dans l'hôte — et reste quelques heures libre dans l'hémocœle. En aucun cas elle ne rejette de cordons de déjection.

Au moment de partir, la larve s'incurve, s'arc-boute en travers de la cavité générale de l'hôte et provoque le déchirement des membranes peu sclérifiées qui cèdent sous les actions conjuguées des puissants crochets huccaux et de la pression. Il se forme un petit orifice. La larve s'étire, y introduit sa région antérieure et l'élargit en gonflant son corps selon un mouvement péristaltique qui se propage.

La sortie de la larve peut s'effectuer quelques jours avant la mort de l'hôte, souvent 24 heures avant, mais quelquefois elle s'effectue 24 heures après.

Prescott (1955 : 400) avait noté que chez *Neorhynchocephalus sackenii* les larves IV quittent rapidement les hôtes morts, peut-être parce que l'arrêt des mouvements respiratoires empêche le renouvellement de l'air dans le tube.

Dans les 100 cas observés, la sortie des larves mûres de *Symmictus costatus* se produisit de nuit ou tôt le matin. Pour quelques exceptions elle s'effectua le matin jusque vers 10 heures, mais un certain nombre de larves moururent collées à la plaie qui se dessécha. Il semble donc qu'une certaine humidité de l'air ambiant, évitant le dessèchement, soit nécessaire. La fréquence des émergences nocturnes est peut-être en rapport avec cette nécessité.

Le point d'émergence se situe, généralement, dans la membrane pleurale de l'abdomen, en arrière de la métacoxa. Les régions les plus utilisées sont les membranes pleurales des segments abdominaux I, II et III et quelquefois les membranes intersegmentaires I-II et II-III.

Source : MNHN, Paris

La déchirure se produit parfois selon deux directions perpendiculaires, affectant une membrane pleurale et la membrane intersegmentaire.

La sortie entre le thorax et l'abdomen, à travers les membranes situées en arrière de la métacoxa avait été observée par GREATHEAD (1958 : 115) chez « *Symmictus flavopilosus* », SPENCER (1958 : 508), YORK & PRESCOTT (1952 : 8), PRESCOTT (1955) ches *Neorhynchocephalus sackenii* et *Trichopsidea clausa*. Chez *N. sulphureus* la sortie s'effectue en arrière du pronotum (CROUZEL & SALAVIN 1943 : 23).

La membrane collaire, si utilisée par les Sarcophagidés et *Acyglossa pollinosa*, semble ici l'être peu. YORK & PRESCOTT (1952 : 8), SPENCER (1958 : 508) ont cité quelques émergences de *T. clausa* en ce point et PRESCOTT m'a communiqué des photographies de *N. sackenii* émergeant par la membrane collaire.

b. *Dissémination du parasite à l'état larvaire.*

Lorsque les larves sortent, elles tombent évidemment sur le sol *là* où se trouvent les hôtes. Dans la mesure où ces derniers se sont déplacés, entre le moment de l'infestation et celui de la sortie des larves, il y aura transport et dissémination passive du parasite. Une dissémination de quelques kilomètres existe entre les foyers parasitogènes, qui sont multiples, et l'aire de sortie, nécessairement plus vaste, même chez les Criquets sédentaires. Elle explique les migrations que nous avons constatées chez les imagos entre l'aire d'émergence et les lieux de ponte.

Cela n'exclut pas que certaines larves sortent sur l'aire de ponte comme l'attestent les quelques dépouilles nymphales de *Symmictus costatus* que j'ai pu y recueillir sur le sol. PRESCOTT (1955 : 393) a également récolté des exuvies nymphales dans les prairies où les Mouches étaient abondantes.

Mais la dissémination des parasites à l'état larvaire, par l'intermédiaire des hôtes, revêt un intérêt particulier chez les Criquets migrateurs. Les distances parcourues étant importantes (plusieurs centaines de kilomètres) les migrations pourraient, si les conditions le permettaient, entraîner l'extension de l'aire de distribution du Diptère. Actuellement, aucune information n'a été donnée à ce sujet. En Crau, une telle dissémination ne semble pas pouvoir se produire. Lorsque *Dociostaurus maroccanus* se grégarise, les bandes s'éloignent de leur lieu de naissance, qui est aussi le centre des foyers parasitogènes de *S. costatus*, avant que l'infestation intervienne. Je ne sais ce qu'il en est en Éthiopie où « *S. flavopilosus* » infeste *Schistocerca gregaria* larvaire (GREATHEAD 1958).

c. *Hivernage et diapause.*

Après avoir quitté l'hôte, les larves ne tardent pas à s'enterrer — entre 25 et 50 cm de profondeur chez *Neorhynchocephalus sackenii* (cf. PRESCOTT 1955 : 400).

CROUZEL & SALAVIN (1943 : 23) remarquaient que les larves mûres de *N. sulphureus* ne se nymphosaient qu'au bout de 200, 300 et même 600 jours. Quelques nymphes se formèrent dès le 43e jour après la sortie [1], tandis que d'autres ne le firent qu'après 1 011 jours. D'après YORK & PRESCOTT (1952), les larves IV de *Trichopsidea clausa* ne s'enfouissent que si le sol est humide et compact. Si ce dernier est sec et meuble elles demeurent en surface. Un sol ferme induirait plus facilement la nymphose. Ces auteurs obtiennent la rupture de la diapause après deux mois d'exposition au froid (parfois en dessous de 0 °C), puis après réchauffement à 21-23 °C. *N. sackenii* aurait un comportement similaire (PRESCOTT 1955).

D'après GREATHEAD (1958), une partie seulement des larves IV de « *Symmictus flavopilosus* » placées à l'étuve se transforment rapidement en nymphes [1], les autres entrent en diapause. Mes observations sur *Symmictus costatus* ont montré que la totalité des larves IV passent l'hiver dans le sol, en une diapause que je ne suis pas parvenu à rompre en faisant varier la température et l'humidité. La nymphose est survenue pour 9 des 83 larves en observation au printemps de l'année suivante, 5 se sont nymphosées au cours du deuxième et 1 au cours du troisième printemps qui suivirent l'enfouissement. Les autres moururent.

PRESCOTT (*in litt.*) a obtenu des éclosions imaginales de *N. sackenii* 6 ans après l'enfouissement.

Une diapause aussi longue peut sans doute favoriser la survivance de l'espèce dans certaines conditions climatiques ou biotiques (rareté des hôtes) défavorables. Si la plupart

1. Quelques individus de certaines espèces de Némestrinidés pourraient donc donner naissance à une deuxième génération annuelle. Mais cette dernière, partielle, n'est connue qu'*in vitro*.

Source : MNHN, Paris

des auteurs s'accordent donc à reconnaître l'existence d'une diapause très longue, force nous est de reconnaître que les conditions qui président à son installation et à sa rupture demeurent inconnues.

2. Nymphose.

A l'inverse de la diapause larvaire, la nymphose se déroule dans un temps moyennement bref. Potgieter (1929) avait établi que la durée nymphale de *Symmictus costatus* était de l'ordre de 14 à 26 jours. Elle est de 20 jours chez *Trichopsidea oestracea* (cf. Fuller 1938), 30 jours chez *Neorhynchocephalus sulphureus* (cf. Crouzel & Salavin 1943), 10 à 30 jours chez *T. clausa* (cf. York & Prescott 1952, Prescott 1955 : 400). Mes observations sur *S. costatus* laissent apparaître une période nymphale du même ordre, c'est-à-dire de 20 à 30 jours.

La nymphose a lieu en profondeur. La nymphe active regagne par ses propres moyens la surface du sol où l'éclosion a lieu. Cette ascension a été notée chez *N. sulphureus* (cf. Crouzel & Salavin 1943 : 24), *T. clausa* (cf. York & Prescott 1952 : 8), *N. sackenii* (cf. Prescott 1955 : 393), *S. costatus* (d'après mes observations).

D. INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE

I. RÉACTIONS DE L'HÔTE À LA PRÉSENCE DU PARASITE

Les réactions de défense à la présence des larves de Némestrinidés n'ont pratiquement pas été étudiées. Je me suis borné, chez *Symmictus costatus*, à constater l'existence de phénomènes d'encapsulements hémocytaires partiels, de mélanisations et parfois de momifications. Ces réactions de défense ont pu se manifester chez l'hôte inhabituel comme chez l'hôte normal.

Chez l'hôte inhabituel, ces réactions peuvent se traduire par un simple ralentissement de croissance ou la mort de la larve. Dans les cas d'incompatibilité physiologique extrême la larve parasite meurt au stade I dès la pénétration et son cadavre est retrouvé encapsulé. C'est ce que j'ai constaté chez *Oedaleus decorus* infesté par *S. costatus*.

Chez l'hôte normal, les réactions de défense apparaissent essentiellement lorsqu'il y a surparasitisme. Certaines larves dépérissent et meurent; leur cadavre est retrouvé mélanisé et momifié.

J'ai observé quelques larves mortes enfermées dans la partie distale du tube respiratoire qui a évolué en capsule.

II. ACTIONS DU PARASITE SUR L'HÔTE

1. Action sur le développement.

Il ne m'a pas été possible de savoir si *Symmictus costatus* avait une action sur la croissance de son hôte. Il est d'ailleurs probable que, lorsque l'infestation se produit à un stade préimaginal, elle est déjà trop tardive pour qu'elle puisse avoir une conséquence sur la phase finale du développement de l'hôte.

Chez les autres Némestrinidés acridiophages, un exemple qui pourrait être, à ce sujet, riche en enseignements est celui de « *Symmictus flavopilosus* » qui infeste *Schistocerca gregaria* au stade larvaire (stade IV). Greathead (1958 : 118) constata qu'au sein d'une bande de Criquets, les larves les plus jeunes — donc les plus en retard dans leur développement — étaient celles qui présentaient le pourcentage de parasitisme le plus élevé et il conclut — avec certaines réserves — à la possibilité d'un ralentissement du développement des hôtes infestés par « *Symmictus flavopilosus* ».

2. Action sur l'activité génitale.

Les commentaires que l'on trouve dans la bibliographie relatifs à l'action des Némestrinidés sur l'appareil génital de l'hôte sont contradictoires (voir Chap. VI).

J'ai étudié l'influence de *Symmictus costatus* sur l'activité génitale de *Dociostaurus maroccanus* sur 50 hôtes récoltés dans la nature et disséqués de 24 heures en 24 heures après

Source : MNHN, Paris

l'apparition du pore, visible de l'extérieur et qui marque le commencement de la phase endoparasitaire véritable. Lors de ces observations, tous les bôtes avaient subi la mue imaginale; leurs ovaires étaient donc entrés dans la phase prépubertaire de leur activité, la vitellogenèse ayant débuté comme l'attestait la dissection des hôtes indemnes.

Pendant les 10-15 premiers jours qui suivent l'apparition du pore, on assiste à une croissance ovocytaire et à une vitellogenèse à peu près comparables à celles que l'on observe chez les hôtes sains; les ovocytes vitellins peuvent atteindre 3,7 mm de longueur et même 5 mm, taille de l'œuf mûr. Au cours de ce temps, les parasites poursuivent leur développement et atteignent la fin du stade II, quelques-uns le atade III.

Du 15e au 20e jour après l'apparition du pore, tous les parasites atteignent le stade III (dimension 4 mm) et l'on assiste progressivement à la dégénérescence des ovocytes vitellins préalablement formés. Chez l'hôte sain, le vitellus présente, vu au microscope stéréoscopique, un aspect homogène et une couleur jaune vif. Chez l'hôte parasité il devient hétérogène et de couleur claire; une sorte de floculation se produit tandis que la turgescence de l'ovocyte diminue et que la chambre folliculaire se flétrit.

Au-delà du 25e jour, le parasite se trouve au stade III âgé, l'appareil génital de l'hôte est castré. Plus un seul ovocyte vitellin n'est visible, les chambres ovocytaires basales sont vides et flétries, des boucbons pigmentés vraisemblablement d'origine dégénérative se rencontrent à leur base. A la même période, les individus sains du lot témoin présentent des œufs mûrs dans les ovarioles ou dans les oviductes.

Ces dissections ont donc révélé que *S. costatus,* s'installant chez un hôte adulte et dont l'ovaire est dans une phase prépubertaire d'activité, ne provoque pas d'action visible au cours des premières étapes de son développement; c'est la *période de latence,* d'une durée d'environ 15 jours. La prèsence du parasite détermine ensuite l'arrêt de la croissance des ovocytes et la dégénérescence du vitellus déjà formé.

Dans quelques cas où l'infestation a été particulièrement tardive et la vitellogenèse fort avancée, des œufs ont pu se former avant que ne se fasse sentir l'action du parasite. La dégénérescence du vitellus se produisant ensuite l'on retrouve, dans les chambres ovocytaires basales, ces œufs, vides, aplatis et réduits à un chorion fripé.

Au cours de dissections de *Dociostaurus maroccanus* dont j'ignorais la date d'infestation, j'ai trouvé des larves II de *S. costatus* dans des individus dont les ovaires contenaient déjà 10-11 œufs mûrs normaux. J'ai même observé une jeune larve III venant de muer (longueur : 3,8 mm) cbez un bôte dont l'ovaire montrait des ovocytes vitellins indemnes de plus de 4 mm de long, presque mûrs. Mais je n'ai jamais vu d'appareil génital d'hôte, bébergeant une larve III dont la taille excédait 4 mm, qui ne montrât pas de signes de dégénérescence.

L'existence d'un temps de latence précédant l'apparition des premiers signes de dégénérescence, l'existence possible d'infestations tardives s'installant alors que la vitellogenèse est déjà bien avancée, expliquent que certains auteurs, ayant effectué des dissections isolées dans des conditions indéterminées, aient pu trouver des bôtes parasités dont l'appareil génital contenait des ovocytes vitellins, voire des œufs mûrs indemnes et ont conclu à l'absence de castration. Cbez la plupart des Némestrinidés, l'infestation prend place à une époque où les hôtes ont atteint ou vont atteindre la maturité sexuelle. Les effets du parasitisme varieront, dans une large mesure, selon que l'infestation a lieu au moment de l'imaginalisation ou 10 à 20 jours après. Si l'infestation est contemporaine de l'imaginalisation — cas des expériences de Prescott (1960) — le développement ovarien peut être arrêté avant même que ne commence la vitellogenèse. Si le laps de temps écoulé entre l'imaginalisation et l'infestation est suffisant, un certain nombre d'œufs pourront atteindre leur taille normale avant de dégénérer. Autrement dit, selon que l'action du parasite est pré- ou sub-pubertaire l'effet peut, en apparence, être différent et l'ovaire peut apparaître à la dissection, soit immature, soit au contraire contenant des œufs mûrs. Mais en réalité, le résultat est, en fin d'évolution, identique. Que ce soit en empêchant l'apparition de la vitellogenèse ou en provoquant la dégénérescence des œufs déjà développés, le parasite provoque la castration des femelles.

3. Signes extérieurs du parasitisme.

Le comportement des bôtes parasitès n'a donné lieu qu'à de rares remarques. Je n'ai pas toujours pu distinguer un hôte sain d'un hôte parasité par *Symmictus costatus* d'après leur degré de vivacité, leur aptitude au saut ou tout autre aspect du comportement. Le Criquet

Source : MNHN, Paris

infesté ne présente donc pas une éthologie particulière. Toutefois, le comportement du Criquet parasité est d'autant plus perturbé que la larve se développe. Les troubles, inexistants durant la vie des trois premiers stades larvaires, s'intensifient au cours de la vie du stade IV. Sur la fin du développement parasitaire, on peut noter une incapacité de l'hôte à accomplir un vol soutenu ou des sauts répétés et en général une diminution de sa réactivité.

Quant aux signes morphologiques externes, trahissant le parasite, ils sont aussi visibles que précoces. En effet, très tôt après l'infestation, sa présence peut être constatée — du moins chez les espèces dont le pore s'ouvre à travers le tégument — par les diverses cicatricules mélanisées qui marquent l'emplacement du pore respiratoire et des galeries qui ont servi à sa construction (cicatrice en « V »). C'est le cas de *Neorhynchocephalus sulphureus* (cf. Crouzel & Salavin 1943), *N. sackenii* (cf. Prescott 1955), « *Symmictus flavopilosus* » (cf. Greathead 1958) et *S. costatus* (cf. Léonide 1963 *a*).

Lorsque la larve approche du terme de son développement, elle dilate souvent l'abdomen de l'hôte qui apparaît distendu parfois transparent (Greathead 1958, chez « *S. flavopilosus* »; Léonide 1963 *a*, chez *S. costatus*).

4. Lésions internes.

Les auteurs qui ont abordé la question des lésions internes sont unanimes à constater que de nombreux organes et tissus — en particulier le corps gras — peuvent être dilacérés, voire détruits, par les larves de Némestrinidés (Crouzel & Salavin 1943, Shulov 1948, York & Prescott 1952, Prescott 1955, Greathead 1958, Spencer 1958, Léonide 1963 *a*).

Spencer (1958) mentionne que les tubes de Malpighi peuvent être collés entre eux

Shulov (1948) ayant trouvé une larve de Némestrinidé dans le corps d'un *Locusta migratoria* note qu'elle s'est nourrie aux dépens du testicule. L'action est ici sarcophagique.

York & Prescott (1952 : 8) admettent également que *Trichopsidea clausa* se nourrit aux dépens des organes génitaux de l'hôte.

Spencer (1958), York & Prescott (1952) chez *T. clausa*, Prescott (1955, 1960) chez *Neorhynchocephalus sackenii* et Léonide (1963 *a*) chez *Symmictus costatus* ont mis l'accent sur l'importance des lésions infligées aux hôtes par les larves de Némestrinidés. L'hôte abandonné par la larve à terme est parfois réduit à une coque tégumentaire, vide et transparente : les organes génitaux, le corps gras, la musculature et l'hypoderme peuvent être complètement détruits. L'ampleur de ces lésions résulte de la phase de sarcophagie qui marque la fin de la vie larvaire du parasite.

5. Survie de l'hôte à la sortie du parasite.

Les hôtes ne survivent pas ou peu à la sortie des larves. Ce fait a été mentionné chez *Symmictus costatus* par Potgieter (1929), chez *Neorhynchocephalus sulphureus* par Crouzel & Salavin (1943), chez « *S. flavopilosus* » par Greathead (1958).

York & Prescott (1952) notent que les hôtes survivent un temps à la sortie des larves de *Trichopsidea clausa*.

En 1960 Prescott a étudié, à la fois dans la nature et *in vitro*, l'influence de *N. sackenii* sur la survie de l'hôte. Il a pu montrer que 75 % des hôtes parasités meurent pendant la période de sortie des larves.

J'ai (1963 *a*), à propos de *S. costatus*, vérifié la brièveté de la survie des hôtes après la sortie des larves. Les importantes lésions internes subies et la plaie provoquée par la sortie des larves sont responsables de la mort. Ce point de vue est corroboré par la concomitance de la sortie des larves et du décès de l'hôte.

Cette action létale, causée par les larves de Némestrinidés, est notable. Par ailleurs, vu le taux de parasitisme élevé que l'on relève dans certaines régions, on conçoit que cette action soit spectaculaire. En Crau, en 1961, près de 80 % de la population de *Dociostaurus maroccanus* fut détruite.

Source . MNHN, Paris

E. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

J'envisagerai d'abord la position taxinomique et le sexe des hôtes infestés par les Némestrinidés. Je rechercherai ensuite les origines de la spécificité. Chez ces Diptères, les investigations sur la spécificité doivent porter sur la distribution spatio-temporelle des hôtes et des parasites et sur la vie larvaire. Cette dernière montre des exemples de spécificité liée à l'« *host finding* » et l'« *host suitability* » [1].

I. POSITION TAXINOMIQUE ET STADES DES HÔTES

Les données bibliographiques concernant les stades et la usture des hôtes infestés montrent que les Némestrinidés acridiophages peuvent contaminer des hôtes aussi bien adultes que larvaires et s'y développer normalement. Mais la plupart du temps ces parasites, assez tardifs dans la saison, infestent des larves âgées, des nymphes et essentiellement des adultes.

D'après Greathead (1958) « *Symmictus flavopilosus* » attaque *Schistocerca gregaria* aux 2e, 3e, 4e stades larvaires et au stade nymphal. *Neorhynchocephalus sulphureus* parasite uniquement l'hôte adulte (Crouzel & Salavin 1943 : 20), de même *Trichopsidea oestracea* (cf. Fuller 1938). *Neorhynchocepholus sackenii* infeste l'hôte au 5e stade larvaire et l'hôte adulte (Prescott 1955 : 400).

Symmictus costatus, en Crau, contamine *Dociostaurus maroccanus*, *D. genei*, *Calliptamus italicus*, *Oedipoda coerulescens* et *Oedaleus decorus*. Ces hôtes qui appartiennent à deux familles distinctes (*Catantopidae* et *Acrididae*) sont à l'état adulte, quelquefois aux derniers stades préimaginaux. En 1966, par exemple, 100 % des *Dociostaurus maroccanus* ont été parasités au stade imaginal et 15 % des *Oedipoda coerulescens* à l'état larvaire.

Tous les hôtes signalés jusqu'à ce jour appartiennent au sous-ordre des *Caelifera*, et on pouvait penser que ces Diptères étaient inféodés à ce groupe d'Orthoptères.

J'ai fait une série de découvertes suffisantes pour reconnaître que les Némestrinidés acridiophages ne peuvent plus être considérés comme inféodés aux Acridiens, mais que certaines espèces sont susceptibles de se développer chez des représentants du sous-ordre des *Ensifera*. J'avais observé, au cours de mes recherches, trois planidia de Némestrinidés morts dans la cavité générale d'un *Pholidoptera femorata* et un dans *Ephippiger provincialis*. Une autre fois, une larve III vivante de Némestrinidé fut rencontrée dans *Platycleis affinis*. En octobre 1965 et en 1966 j'eus la chance de découvrir dans l'hémocœle de cinq *Platycleis denticulata* des larves III et IV d'un Némestrinidé *sp.* Tous les hôtes mentionnés ci-dessus appartiennent au groupe des Orthoptères *Ensifera*. Ces observations ayant été faites dans la station du *Neorhynchocephalus tauscheri*, un mois et demi environ après la ponte et la disparition des Mouches, il est possible que ces larves appartiennent à cette espèce.

II. ORIGINES DE LA SPÉCIFICITÉ

Les planidia, disséminés dans le biotope de ponte, vont parvenir au contact des diverses espèces hôtes qui s'y rencontrent. L'infestation n'est pas pour autant réalisée. Une certaine discrimination peut intervenir en fonction de facteurs inconnus mais qui pourraient être un comportement spécifique du planidium ou la dureté variable du tégument des hôtes. Si une telle discrimination ne se produisait pas, la dissémination des planidia au hasard devrait se traduire, chez tous les hôtes présenta dans la station et ayant un même mode de vie, par un taux de parasitisme sensiblement identique. Or, Prescott (1955 : 401) avait déjà remarqué chez *Neorhynchocephalus sackenii* que certains Criquets n'étaient jamais attaqués alors que d'autres l'étaient fortement. En Crau, j'ai également observé que certains Orthoptères sont régulièrement infestés alors que d'autres, tel l'Ensifère *Platycleis affinis*, ne le sont pas. Une série d'expériences m'a permis de constater qu'un planidium placé sur l'hôte normal cherche aussitôt à pénétrer, alors que mis sur le corps d'un *Platycleis* il ne tarde pas à l'abandonner en sautant. Une certaine reconnaissance spécifique doit vraisemblablement exister.

1. Terminologie classique établie par Salt (1938) [voir Chap. VI].

Source : MNHN, Paris

En dehors de cette élimination, encore hypothétique, il en existe une seconde d'origine différente. Parmi les espèces hôtes dans lesquelles les planidia pénètrent, toutes n'offrent pas au parasite les mêmes chances de développement.

Cette forme de spécificité larvaire a été constatée chez *N. sackenii* par PRESCOTT (1960 : 520) : « *All degrees of compatibility can be observed between* sackenii *larvae and the various grasshopper species that they attempt to parasitize. In* Camnula pellucida *the larvae die while they are too small to be seen with the naked eye, whereas in* bilituratus *they develop normally. In some hosts the lethal factors appear to be biochemical and in others physical in nature* ».

J'ai observé les mêmes phénomènes chez *Symmictus costatus* et publié une première étude de ce sujet (LÉONIDE 1963 : 29). Les variations de l'« *host suitability* » apparaissent nettement lorsque l'on compare, chez divers hôtes, le taux de succès ou d'échec du développement parasitaire. La comparaison du taux de mortalité du parasite au stade I et de la fréquence de rencontre des larves IV chez deux hôtes différents est instructive (voir Tableau XVIII).

TABLEAU XVIII. — **Taux du succès de développement (au stade IV) et de mortalité (au stade I) de *Symmictus costatus* selon ses hôtes**

Espèce hôte	Nombre de Criquets parasités	Nombre de larves IV obtenues	Taux de succès de développement du parasite (à un instant donné, identique pour tous les hôtes)	Nombre de larves I mortes	Taux de mortalité du stade I
			%		%
Calliptamus italicus.....	152	30	20	11	7
Dociostaurus maroccanus.....	163	73	45	4	2,5
Oedipoda coerulescens.....	62	6	10	6	10
Oedaleus decorus.....	26	0	0	12	≠ 50

La mortalité du parasite au stade I, faible chez *Calliptamus itolicus* et *Dociostaurus maroccanus*, devient élevée chez *Oedaleus decorus*. Ce résultat est d'autant plus significatif — du point de vue à démontrer — que dans les deux premiers hôtes sévissait le surparasitisme, responsable d'une partie de la mortalité qui aurait été, sans doute, plus faible s'ils n'avaient hébergé qu'une seule larve. L'échec complet et fréquent du développement de *S. costatus*, dès le stade I, apparaît chez *O. decorus* comme le résultst de l'incompatibilité physiologique dans le couple hôte/parasite. Chez cet hôte, je n'ai à aucune époque de l'année rencontré une larve de *S. costatus* vivante ou morte ayant atteint le stade IV.

Chez *Oedipoda coerulescens*, il semble que *S. costatus* se développe avec plus de lenteur qu'il ne le fait chez *C. italicus* et *D. maroccanus*.

Les différents hôtes de *S. costatus* montrent donc, comme ceux de *Neorhynchocephalus sackenii* (cf. PRESCOTT 1960), divers degrés de « *suitability* ». Cet état de fait traduit le haut degré d'adaptation et de spécialisation parasitaire de ces entomophages, au stade larvaire.

F. CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES NÉMESTRINIDÉS

Chez les Némestrinidés, l'infestation étant réalisée par l'intermédiaire de planidia, les imagos mènent une vie sans grand rapport avec la biologie parasitaire de la larve.

Les *Hirmoneurinae* adultes ne se nourrissent pas et ont une vie brève, presque entièrement occupée à la ponte; leurs déplacements sont faibles. Chez les *Nemestrininae*, la prise

Source : MNHN, Paris

de nourriture se traduit par une importante activité de relation. La ponte n'occupe qu'une partie de leur vie.

Du point de vue parasitologique, on peut cependant retenir le comportement aboutissant au rassemblement des femelles dans des lieux de ponte riches en supports convenables et qui constituent de petites stations disséminées au milieu de l'aire de répartition géographique de l'hôte.

La ponte des *Hirmoneurinae* (*Trichopsidea clausa, Symmictus costatus*) s'effectue de préférence dans les cavités qui se rencontrent, à une certaine hauteur au-dessus du niveau du sol, sur des supports aussi divers que des poteaux de clôture, des poteaux télégraphiques en bois, des branches et troncs d'arbres morts, des murs fissurés.

Les *Nemestrininae* (*Neorhynchocephalus sackenii, N. tauscheri*) déposent leurs œufs de préférence dans les excavations de la végétation herbacée, tels les tiges creuses, les chaumes de Graminées.

Le nombre d'œufs déposés par chaque femelle est de l'ordre de 4 000 à 5 000.

Ces œufs donnent naissance à des planidia qui sont disséminés en partie d'une manière passive par l'action de la pesanteur et du vent et en partie d'une manière active grâce à leurs propres déplacements (saute ou reptation). Ces planidia représentent le premier stade adapté au parasitisme puisque c'est à eux que sont dévolues la découverte de l'hôte et sa prise de possession.

Le rassemblement des femelles sur des lieux de ponte particuliers et la fécondité élevée de ces Diptères aboutissent à une énorme concentration d'œufs et par suite de planidia sur des aires limitées. J'ai qualifié ces aires de « foyers parasitogènes » car la contamination des hôtes s'y effectue avec le maximum de probabilité.

L'existence de ces foyers et des phénomènes qui sont à leur origine constitue, du point de vue parasitologique, des faits remarquables qui assurent, sans doute, une compensation à la dissémination des germes s'effectuant au hasard et avec de grandes pertes.

Ces foyers, bien nets chez les *Hirmoneurinae*, seraient plus « diffus » chez les *Nemestrininae* étant donné leur mode de ponte. Chez ces derniers, il semble que la concentration de la population soit assurée par un comportement de groupe (ronde de *Neorhynchocepholus tauscheri*).

Les planidia, parvenus — on ne sait comment — au contact de l'hôte, pénètrent activement, à travers les parties minces du tégument, dans la cavité générale. Aussitôt ils s'introduisent dans les lumières trachéennes et y demeurent quelques temps. Ce séjour temporaire dans les trachées de l'hôte mérite d'être souligné comme une particularité de la vie endoparasitaire des Némestrinidés. Après plusieurs jours, les planidia ouvrent un pore respiratoire soit sur une trachée soit à travers le tégument de l'hôte. Connues dans ce dernier cas, les modalités d'édification du pore sont originales. Elles consistent en une série de manœuvres aboutissant au découpage, dans la cuticule de l'hôte, d'une ouverture circulaire, sans que pendant cette opération la larve n'abandonne une source d'air. Pour cela, le planidium remonte jusqu'à l'atrium, perce la trachée et fait saillie dans l'hémocœle, juste sous le tégument. Il ouvre alors, tout en restant en contact par ses stigmates postérieurs avec cette trachée, le pore qui est de ce fait situé à proximité d'un stigmate. Il place ensuite ses stigmates postérieurs dans cette ouverture à partir de laquelle va s'édifier un siphon respiratoire remarquable, en forme de tube spiralé approchant 2 cm de long.

Pendant toute leur vie endoparasitaire, qui dure en moyenne 30 à 40 jours et au cours de laquelle il se produit trois mues, les larves restent en contact permanent avec leur tube respiratoire (qui peut être cutané ou trachéen). Hémato-stéstophages jusqu'au début du stade IV, les parasites achèvent leur vie larvaire par une phase de sarcophagie.

La sortie se produit à travers des membranes minces du thorax et de l'abdomen. Les larves s'enterrent et entrent en diapause. Cette dernière peut durer plusieurs années; la larve IV apparaît comme un stade d'attente. Les nymphes se forment 20 à 30 jours avant l'éclosion. Actives, elles remontent en surface du sol au moment de l'imaginalisation.

Les réactions de l'hôte se traduisent par des phénomènes d'encapsulements d'autant plus fréquents que le surparasitisme sévit couramment chez les Némestrinidés dont les larves montrent des mœurs solitaires. Ce sont parfois les tubes respiratoires eux-mêmes qui évoluent en capsules. L'hôte subit d'importantes lésions (les femelles sont castrées) et succombe à la sortie des larves. La spécificité larvaire, liée à l'« *host suitability* », est assez accusée.

Source : MNHN, Paris

L'adaptation et la spécialisation parasitaire apparaissent, chez les Némestrinidés, propres à la phase larvaire. Les exigences larvaires se révèlent dans le comportement du planidium, tels le séjour dans les trachées, l'ouverture d'un pore dès le début de la vie endoparasitaire, le maintien de la connexion respiratoire provisoire durant son édification, l'induction du siphon, etc. Certes, le comportement de concentration des femelles qui donne naissance aux « foyers parasitogènes » peut être considéré comme une orientation parasitaire. Mais il faut souligner son caractère indirect puisque ce comportement n'implique pas de contact entre l'hôte et l'imago.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE VI

CARACTÈRES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES DIPTÈRES ACRIDIOPHAGES

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 179

A. VIE IMAGINALE 180
I. Vie des Diptères acridiophages dans leur milieu naturel 180
1. Chorologie 180
2. Phénologie 181
3. Coïncidence spatio-temporelle avec l'hôte 182
4. Comportements trophique et de relation 183
II. Sexualité et physiologie de la reproduction 185
1. Sex-ratio 185
2. Accouplement 186
3. Physiologie de la ponte 186
III. Comportement d'infeststion 187
1. Ponte à l'écart de l'hôte 188
2. Ponte au contact de l'hôte 188

B. VIE PRÉIMAGINALE 190
I. Phase préparasitaire 190
1. Phase proxénique 190
2. Phase paraxénique 191
3. Caractères de la vie préparasitaire 192
II. Phase endeparasitaire ou endoxénique 194
1. Déplacements et localisation 194
2. Nutrition 195
3. Croissance et mnes 196
4. Durée des stades et de la vie larvaire totale 196
5. Parasitisme grégaire ou solitaire 197
6. Caractères de la vie endoparasitaire 198
III. Phase post-parasitaire ou métaxénique 198
1. Abandon de l'hôte 198
2. Phase larvaire libre 199
3. Nymphose 200
4. Destinée de l'hôte après la sortie du parasite 200

(INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE 202
I. Réactions de défense de l'hôte 202
1. Réactions générales 203
2. Siphonogenèse 204
II. Actions dn parasite sur l'hôte 208
1. Actions directes 208
2. Actions indirectes 208

Source : MNHN, Paris

Pages

D. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE 212
I. Stade des hôtes infestés 212
II. Sexe des hôtes infestés 213
III. Spécificité taxinomique 214
1. « Wirtskreis » des Diptères acridiophages 214
2. Éléments de la spécificité parasitaire 215

E. CONCLUSIONS 217

INTRODUCTION [1]

Les Diptères endoparasites obligatoires des Orthoptères se rencontrent dans quatre grandes familles de Brachycères, une d'Orthorrhaphes : les Némestrinidés, trois de Cyclorrhaphes : les Anthomyiidés, Sarcophagidés et Tachinidés. Mais les espèces actuellement signalées comme parasites d'Orthoptères sont inégalement réparties au sein de ces familles et de leurs tribus.

Six sont connues comme acridiophages chez les Némestrinidés, quatre ches les Anthomyiidés, plusieurs dizaines chez les Sarcophagidés, quatorze chez les *Acemyiina,* trois ches les *Ormiini,* deux chez les *Gynandromyiini,* une chez les *Glaurocarini.*

Cela tient, en partie, à l'état peu avancé des recherches. Mais déjà on peut reconnaître que tous les *Acemyiina* sont inféodés aux Orthoptères; il en est probablement de même des *Ormiini,* des *Gynandromyiini* et des *Glaurocarini.* Chez les Némestrinidés, en revanche, il existe à côté des acridiophages des espèces s'attaquant aux larves de Coléoptères, mais en nombre trop faible pour que l'on puisse se faire une idée de l'importance relative de ces deux catégories de parasites. Chez les Sarcophagidés, bien que les espèces élevées d'Orthoptères soient nombreuses, elles le sont relativement peu en regard de l'importance de la famille. Ce déséquilibre s'accentue encore chez les Anthomyiidés où les acridiophages font figure d'exceptions.

Il est d'ailleurs curieux de constater que nombre d'espèces acridiophages appartiennent à des entités systématiques (genres ou tribus) qui sont isolées, aberrantes, à affinités énigmatiques. C'est particulièrement le cas du genre *Acridomyia* parmi les Anthomyiidés et de pratiquement toutes les tribus de Tachinidés (*Acemyiina, Ormiini, Glaurocarini, Gynandromyiini*). Il est vrai que dans l'état actuel de la taxinomie, les affinités des divers taxa ne sont pas — chez les Tachinidés en particulier — clairement élucidées. Si l'on considère que l'isolement systématique lorsqu'il s'accompagne d'une faible spéciation traduit une ancienneté phylogenétique, on est tenté de penser que l'adaptation de ces Mouches au parasitisme des Orthoptères est ancienne [2]. Cependant dans certains genres systématiquement isolés, tels *Acemyia* et *Ceracia,* le nombre des espèces n'est pas des plus réduits. Les Sarcophagidés, en revanche, les *Blaesoxipha* en particulier, donnent davantage l'impression d'être en voie d'adaptation au parasitisme que d'y être adaptés depuis longtemps. Une opinion similaire a été émise par Séguy (1941 : 53) à propos des Sarcophaginés.

Par ces aspects, les Diptères acridiophages ne forment, en aucune manière, un groupe homogène et n'ont d'autres liens entre eux que la similitude de leurs hôtes. L'ordre des Orthoptères, pris comme centre d'étude, n'a pas conféré à mes recherches une grande unité. Mais cette hétérogénéité même, cause de nombreuses difficultés d'investigations, a été un stimulant de l'esprit. Dans le présent chapitre, elle permettra une confrontation des divers aspects de la vie des Mouches et, entre autres, la comparaison des diverses modalités mises en œuvre dans la nature pour l'exploitation d'hôtes identiques.

Cette étude comparative s'appuiera sur les résultata de mes investigations, exposés dans les chapitres précédents, et sur les données bibliographiques se rapportant à ce sujet.

1. Une esquisse de ce chapitre a été présentée au 1er Congrès international de Parasitologie (Rome, 1964) [Léonide 1966].

2. Villeneuve (1925 : 2-3) considère les Tachino-œstridés, auxquels il rattache les « *Ormiini* », comme des Tachinidés archaïques.

Source : MNHN, Paris

Je serai donc amené à parler des Sarcophagidés acridiophages que j'ai volontairement écartés de mes recherches; l'étude comparative eût été faussée et rendue incomplète par leur exclusion. Cette étude sera envisagée dans l'ordre chronologique du déroulement des phénomènes vitaux de ces Diptères, en partant de l'imago et en mettant l'accent sur les aspects susceptibles d'intéresser la Parasitologie.

A. VIE IMAGINALE

Une grande partie — quand ce n'est pas la totalité — de la vie imaginale des parasites protéliens est indépendante du parasitisme. Peut-être faut-il voir dans cette indépendance la cause du peu d'attention que l'on a prêté jusqu'ici à cette phase de leur cycle. Le comportement de l'adulte n'apparaît lié au parasitisme — au moins actuellement [1] — que par certains de ses aspects en rapport avec l'infestation de l'hôte, et dans quelques cas avec la nutrition lorsqu'elle s'exerce aux dépens de l'hémolymphe de l'hôte. Chez les parasites d'Orthoptères, ce sont ces aspects que j'ai le plus étudiés et qui vont nous occuper principalement.

Il est bien difficile — sinon impossible — d'envisager actuellement une étude comparative fructueuse de certains aspects de la vie imaginale, si ce n'est pour mettre l'accent sur l'importance des lacunes à combler. Cela est notamment vrai pour les divers actes de la vie imaginale des Diptères acridiophages qui se déroulent dans le milieu naturel et que j'étudierai rapidement dans la Section I.

Les problèmes en rapport avec la sexualité, plus riches en enseignements, seront considérés dans la Section II.

Les comportements d'infestation, dont la connaissance est particulièrement utile à l'histoire du parasitisme, seront traités dans la Section III.

I. VIE DES DIPTÈRES ACRIDIOPHAGES DANS LEUR MILIEU NATUREL

Les données concernant la distribution géographique et altitudinale, l'écologie, la phénologie, sont fragmentaires. De plus elles n'ont d'intérêt, pour chaque espèce prise isolément, que comparées à celles de leurs hôtes. Elles peuvent alors constituer divers éléments de la connaissance de la coïncidence spatio-temporelle du couple hôte/parasite et expliquer certains aspects de la spécificité parasitaire.

1. Chorologie.

On n'a de la distribution géographique des Diptères acridiophages qu'une vue limitée. La distribution altitudinale est quasi ignorée.

L'écologie des Diptères acridiophages a été négligée.

Les Némestrinidés semblent se cantonner dans les biotopes xériques parfois désertiques. Cette opinion, émise par Arias (1913 : 9) : « *Los Nemestrinidos viven siempre en climas templados y secos más bien cálidos y en sitios arenosos, comarcas esteparias donde como dice* Osten-Sacken, *la lluvia es escasa y reducida al minimum* », se trouve confirmée par l'examen des localités signalées depuis [« *Symmictus flavopilosus* » au Kenya (Greathead 1958), *Neorhynchocephalus sackenii* et *Trichopsidea clausa* au Canada (Spencer 1958), *Symmictus costatus* en Crau (voir Chap. v)]. Ces exigences écologiques peuvent, en partie, expliquer l'étroite localisation de certaines espèces.

Des observations écologiques plus précises se rapportent aux Sarcophagidés et sont essentiellement le fait de Baranov (1924-1925) et des auteurs russes (Olsoufiev 1929, Rukavishnikov 1930, Zakhvatkin 1954). Diverses espèces se montrent étroitement liées à un biotope dont elles ne s'éloignent pas : *Blaesoxiphella brevicornis, Gesneriodes lineata, G. unicolor,* affectionnent les zones xériques où la végétation est clairsemée, la surface du sol dénudée et jonchée par endroits de pierres sur lesquelles les Mouches se tiennent de longs instants. Spencer & Buckell (1957 : 32) ont émis une conclusion analogue à propos des Sarcophagidés canadiens.

1. Il n'est pas improbable que le degré d'intimité de cette liaison ait varié au cours de l'évolution de l'espèce et de son adaptation au parasitisme (voir Chap. II, p. 43).

Source : MNHN, Paris

L'écologie des autres Diptères acridiophages est ignorée, en particulier chez les *Acemyiina*, les *Gynandromyiini*, les *Ormiini*. Les conséquences de ces lacunes n'échappent à personne car les facteurs écologiques sont déterminants dans la concordance spatiale et particulièrement « micro-spatiale » des hôtes et des parasites et par suite dans l'existence et l'efficacité du parasitisme.

Les facultés de dispersion des imagos sont mal connues.

Mes observations sur les parasites d'Acridiens sédentaires — que j'ai rencontrés chaque année dans la même station (*Neorhynchocephalus tauscheri* pendant 12 ans, les autres espèces de 4 à 6 ans) — me conduisent à reconnaître que ces espèces restent cantonnées dans leurs localités où elles trouvent des hôtes convenables en quantité suffisante.

Les facultés de dispersion des parasites d'Acridiens migrateurs suscitent un intérêt singulier. Olsoufiev (1929 : 73) a noté, dans quelques cas bien établis, que *Gesneriodes lineata* était susceptible de suivre les vols de *Locusta* sur plusieurs dizaines de kilomètres. Les Némestrinidés se montrent bons voiliers mais l'absence de rapports entre les femelles et leurs hôtes empêche d'envisager l'existence d'une relation directe entre leurs déplacements et les migrations d'Acridiens.

La dispersion à l'état larvaire, par l'intermédiaire des hôtes, est un tout autre problème dont les données sont aussi inexistantes mais auquel les migrations d'Acridiens donnent une incidence particulière, posant la question de la survie des parasites dans les aires de migrations. Chez les Orthoptères adultes et sédentaires, l'ordre de grandeur des déplacements individuels est à peu près inconnu (Grassé 1929 : 526).

2. Phénologie.

Les données phénologiques nous renseignent sur les moyens dont dispose une espèce pour réaliser des cycles.

Les Némestrinidés et les Anthomyiidés *Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II) et *Acridomyia canadensis* (cf. Smith 1958 : 249) sont univoltins. Leur cycle annuel comporte, d'une part une phase active assez brève comprenant la vie imaginale dont la durée est courte (8-10 jours chez *Symmictus costatus*) et la vie parasitaire s'étalant sur 30-40 jours (Némestrinidés et *A. pollinosa*) et, d'autre part une longue période d'attente. La brièveté de la phase active du cycle — et notamment du stade imaginal — limite le nombre des espèces hôtes utilisables. *A. pollinosa*, par exemple, éclôt très tôt, à une époque où les Orthoptères ne sont représentés que par quelques espèces. Mais la phase de repos qui est en même temps une phase de résistance peut durer plus d'une saison et faciliter la survie de l'espèce. La larve mûre de Némestrinidé, après s'être enfouie dans le sol, entre en diapause et peut le demeurer plusieurs années. Au laboratoire, les émergences des imagos provenant d'un lot de larves se sont échelonnées sur 2 à 6 ans (voir Chap. V). La forme de résistance des Anthomyiidés est représentée par la pupe qui demeure en diapause dans le sol pendant une période assez longue : 637 jours chez *Acridomyia canadensis* (cf. Smith 1958 : 250). Ces diapauses, difficiles à rompre, sont régies par des mécanismes ignorés.

Les autres Diptères acridiophages sont généralement plurivoltins et ne présentent pas de forme de résistance nette. Les chances de réaliser des cycles sont assurées par l'existence de plusieurs générations — dont certaines sont facultatives — et qui peuvent se recouvrir.

Les Sarcophagidés en ont plusieurs; la ou les dernières étant souvent facultatives. Zakhvatkin (1954 : 245) en signale trois chez *Blaesoxiphella brevicornis*. Il est assez difficile, dans la nature, d'établir exactement le nombre des générations du fait de leur recouvrement. En laboratoire Crouzel & Salavin (1961 : 658) en ont dénombré sept à huit chez *Sarcophaga caridei*. Le cycle est relativement court. L'imago vit de 1 à 2 mois (1 mois chez *Gesneriodes lineata*, cf. Olsoufiev 1929; 32 à 64 jours chez *S. caridei*, cf. Crouzel & Salavin 1961 : 650; 4 à 5 semaines chez les Sarcophagidés américains, Lloyd 1951 : 224). Le développement endoparasitaire et nymphal est particulièrement bref (voir *infra*). L'hivernage a lieu dans le sol au stade de larve mûre. *B. brevicornis* fait exception et hiverne sous forme de pupe (Zakhvatkin 1954 : 245). Le repos hivernal n'est pas une diapause mais une vie ralentie. Le développement peut reprendre après élévation de la température (Léonide 1961 *c* : 150-1). On ne connaît pas de cas où la forme hivernante ait survécu plusieurs années.

L'Anthomyiidé *Acridomyia sacharovi* a, au moins, trois générations annuelles (Rukavishnikov 1930 : 257).

Source : MNHN, Paris

Les *Acemyiina* sont vraisemblablement tous plurivoltins. On compte quatre générations, dont l'une peut être facultative, chez *Ceracia mucronifera* (voir Chap. III), *Euacemyia tibialis* et *Ceracia dentata* (cf. SMITH 1958), etc. ZAKHVATKIN (1954 : 257) ne signale qu'une génération d'*Acemyia acuticornis* en Russie, mais il en existe plusieurs en France (voir Chap. III). D'après CHAPMAN (1962 : 71) *Ceracia nomadacridis* aurait (sous les tropiques) un développement continu. Ces exemples laissent supposer l'existence d'une influence des facteurs climatiques sur la phénologie des *Acemyiina*. Leur durée de vie est mal connue. J'ai indiqué pour l'adulte de *C. mucronifera* une longévité de l'ordre de 10 à 25 jours. La phase larvaire des premières générations et la phase nymphale sont également brèves (voir *infra*).

L'*Ormiini Plesiocestrus leonidei* (voir Chap. IV) et le *Gynandromyiini Phorocerosoma forte* (cf. IWATA & NAGATOMI 1954 : 34) présentent plusieurs générations annuelles.

Chez bon nombre de Tachinidés acridiophages l'hivernage a lieu sous forme de pupe dans le sol [voir Chap. III : *Acemyiina*, Chap. IV : *Ormiini*, IWATA & NAGATOMI (*l. c.*) : *Gynandromyiini*].

L'hivernage dans le sol sous forme de larve mûre (Sarcophagidés et Némestrinidés) ou de pupe (Anthomyiidés et Tachinidés) apparaît comme un mode assez général chez les Diptères acridiophages pour la simple raison qu'en hiver, en région tempérée, les Orthoptères dans leur majorité sont à l'état d'œufs. Cependant lorsque certaines espèces d'Orthoptères hivernent au stade larvaire ou imaginal leurs parasites peuvent passer la saison froide à l'intérieur du corps de l'hôte [1]. C'est le cas des larves 1 de *Ceracia mucronifera* (voir Chap. III) chez *Anacridium aegyptium* et de celles de *C. dentata* chez divers Acridiens américains (SMITH *in litt.*, ARNAUD & RENTZ 1965 : 205) qui demeurent en diapause.

Il n'y a pas de cas d'estivation signalé chez les Diptères acridiophages.

3. Coïncidence spatio-temporelle avec l'hôte.

Comme l'a fait remarquer DUPUIS (1963 : 163) « la coïncidence spatio-temporelle avec l'hôte représente la condition *sine qua non* de la survie des parasites en tant qu'espèces ». Son influence varie cependant avec le degré de polyphagie des parasites.

Chez les espèces polyphages, telle *Acemyia acuticornis*, la concordance spatiale ou temporelle n'est pas primordiale à la survie de l'espèce mais restreint le nombre des couples hôte/parasite qui peuvent se réaliser.

ZAKHVATKIN (1954 : 246) a montré, à propos de *Blaesoxiphella brevicornis*, le rôle de la coïncidence micro-spatiale (*i. e.* écologique) dans la formation des couples hôte/parasite : dans une station, seuls les Orthoptères fréquentant la même strate que la Mouche étaient infestés, les autres ne pouvant l'être que dans la mesure où ils se posaient — accidentellement — dans ce biotope.

Chez les espèces oligo- ou monophages la coïncidence spatiale limite l'expansion du parasite, la coïncidence phénologique son abondance.

La coïncidence phénologique chez les Diptères acridiophages se réalise de façons diverses.

On assiste parfois à une synchronisation des cycles de développement de l'hôte et de son parasite. En Provence un exemple nous est offert par le couple *Acyglossa pollinosa*/*Barbitistes fischeri*, le parasite et son hôte étant tous deux univoltins (voir Chap. II). Les Diptères apparaissent environ 1 mois après les Sauterelles et confient leur descendance aux jeunes larves de l'hôte. Les larves du Diptère atteignent leur maturité au moment de la mue imaginale de l'hôte, parfois après. Les hôtes indemnes meurent 1 mois après et ne sont plus représentés de juillet à avril que par leurs œufs tandis que le parasite l'est par ses pupes, tous les individus des deux Insectes étant en diapause dans le sol.

Le mécanisme de la synchronisation est inconnu. On peut la concevoir comme le résultat d'une longue sélection ou, au contraire, comme un équilibre actuel régi par des facteurs extrinsèques telles la photopériode ou la température assurant simultanément la rupture de la diapause des œufs de l'Orthoptère et des pupes du parasite.

La synchronisation des cycles hôte/parasite apparaît dans le fait qu'aux trois principaux cycles d'Orthoptères français (GRASSÉ 1924 *a*, CHOPARD 1938 : 258-261) correspondent 3 cycles de parasites.

1. Les larves d'un Tachinidé, que j'ai découvert récemment et que je ne peux actuellement rattacher à aucune tribu acridiophage connue, hivernent au stade I dans des *Tetrigidae*.

Source : MNHN, Paris

Chez des hôtes à activité printanière ou estivale et hivernant à l'état d'œuf se développent des parasites uni- ou plurivoltins à activité également printanière ou estivale et hivernant dans le sol sons forme de pupe ou de larve (cas de la majorité des Diptères acridiophages français).

A un hôte hivernant à l'état imaginal et en diapause (*Anacridium aegyptium*) correspond un parasite (*Ceracia mucronifera*) plurivoltin qui présente une série de générations estivales actives se développant en même temps que l'hôte et une génération hivernant à l'état larvaire et en diapause dans l'hôte (voir Chap. III).

Ches un hôte se développant en automne et en hiver (*Pyrgomorpha conica*) nous trouvons un parasite (*Myiothyria benoisti*) dont une partie du cycle, au moins, est automnale et hivernale (voir Chap. III).

Mais l'existence d'une synchronisation n'exclut pas celle, fréquente, de résjnstementa entre les cycles de l'hôte et du parasite. L'étalement de l'apparition des imagos d'une génération [chez la première génération estivale de *Ceracia mucronifera* (voir Chap. III)], l'étalement sur plusieurs années de la diapause d'une fraction de la population [*Symmictus costatus* (voir Chap. V)], le recouvrement des générations, l'existence des générations partiellement facultatives [*Acemyiina* (voir Chap III) et Sarcophagidés], en sont autant d'exemples.

Ces données révèlent que les facteurs qui provoquent la synchronisation et les résjustements des cycles hôte/parasite et assurent par là même la coïncidence spatio-temporelle — condition majeure de la survie, de l'abondance et de la distribution d'un parasite — sont chez les Diptères acridiophages mal connus.

4. Comportements trophique et de relation.

Les imagos des Diptères acridiophages présentent des régimes alimentaires variés.

Les *Nemestrinidae Hirmoneurinae* ne se nourrissent pas (voir Chap. V). Les *Nemestrininae* (cf. Léonide 1964 *b*), la plupart des Sarcophagidés (*Gesneriodes lineata*, cf. Zakhvatkin 1954 : 251; *Tephromyiella atlanis*, cf. Howitt 1951 : 22; etc.) sont floricoles. Certains Sarcophagidés prélèvent du miellat de pucerons : *T. atlanis* (cf. Howitt *l. c.*), *Sarcophaga reversa* (cf. Smith 1958 : 233). Les Tachinidés se nourrissent également aux dépens des exsudations florales, mais peu d'indications figurent à leur sujet. Townsend (1936, III : 100) indique que les *Ormiini* se nourrissent de nectar et que les mâles se rencontrent sur les fleurs. Dupuis a capturé à Richelieu des individus d'*Acemyia acuticornis* sur les fleurs de *Daucus carota* et *Ranunculus acris* (*in litt.*), Kugler (1967 : 446) également. Quoi qu'il en soit, la prise de nourriture n'implique, dans les cas précédenta, aucun rapport avec l'hôte.

Il en va tout autrement avec les Anthomyiidés (voir Chap. II) où les femelles d'*Acridomyia sacharovi*, d'*A. canadensis* et d'*Acyglossa pollinosa* se nourrissent — en partie tout au moins — aux dépens de l'hémolymphe de leur hôte, mettant pour cela à profit la perforation qu'ellcs pratiquent avec la trompe en vue de la ponte. Les mâles ne se comportent jamais de même. Chez *A. pollinosa*, les mâles et les femelles sont floricoles et hutinent les fleurs d'Euphorhe. La femelle se nourrit donc à la fois aux dépens des exsudations florales et de l'hémolymphe de l'hôte.

Ce comportement nutritionoel original mérite d'être confronté avec celui des Insectes carnassiers ou hématophages à l'état adulte. Nombreux sont en effet les Insectes entomophages qui se nourrissent, à l'état imaginal, de tissu ou d'hémolymphe [1]. On peut les classer, d'après des caractères hiologiques, en tenant compte de la nature de leur rapport avec l'hôte (prédateurs ou parasites) et du degré de dépendance entre la nutrition et la ponte.

Les Insectes prédateurs à l'état imaginal sont divers : Coléoptères (Coccinellidés, Carabidés, ...), Diptères (Asilidés), Hétéroptères (Réduviidés, Pentatomidés), Hyménoptères (Tenthrèdes, *Bethyloidea, Scolioidea, Vespoidea, Sphecoidea*), Orthopteroïdes (*Ensifera, Mantoidea*), Odonates, Planipennes, etc. (Clausen 1940, Sweetman 1958 : 207-275, Sellier 1959 : 75-127). Parmi eux, les Hétéroptères, les Asilidés, certains Hyménoptères sont plus particulièrement hématophages [1].

La majorité de ces prédateurs utilisent la proie en vue de la seule nutrition. La plaie est perpétrée à l'aide des pièces huccales. Il n'y a ici, aucun rapport entre l'alimentation et

1. Il est parfois difficile de discerner les espèces carnivores des espèces hématophages, surtout si l'on considère que ces prédateurs pratiquent souvent la digestion extra-orale.

Source : MNHN, Paris

l'acte de ponte, encore que dans quelques cas, Tenthrèdes par exemple (SWEETMAN 1958 : 266), le régime carnivore est nécessaire à la maturation des œufs.

Certains Hyménoptères, *Bethyloidea* et *Sphecoidea* (*Philanthus*), utilisent des proies pour leur nutrition et d'autres, de la même espèce, pour la ponte (CLAUSEN 1940 : 310-311, BERLAND 1951 : 852).

Chez d'autres *Bethylidae*, c'est sur le même individu hôte que la femelle prélève sa nourriture et dépose ses œufs (BERLAND 1951 : 979, SWEETMAN 1958 : 179). Ici encore, il semble que l'apport alimentaire prélevé sur l'hôte soit nécessaire à la maturation des œufs (CLAUSEN 1940 : 310, SWEETMAN 1958 : 266). Chez ces Hyménoptères chasseurs, la femelle lèche les exsudations suintant de la blessure provoquée à l'aide de l'aiguillon, au moment de la paralysie de la proie notamment. Mais certaines espèces mastiquent et dilacèrent plus ou moins leur proie.

Parmi les Insectes parasites protéliens, la nutrition des imagos aux dépens de l'hémolymphe de l'hôte n'est pratiquement connue que chez des Hyménoptères (*Ichneumonidae, Braconidae, Chalcidoidea*). Mais, dans cet ordre, ce mode de nutrition, appelé « *host feeding* » par les Anglo-Saxons, paraît être un phénomène répandu (PICARD 1921 : 1618, CLAUSEN 1940 : 122, DE BACH 1943 : 647, SWEETMAN 1958 : 276, BARTLETT 1964 : 344, etc.). MARCHAL qui a le premier (1905 : 67, 1909 : 1225) observé cette prise de nourriture des imagos aux dépens de l'hôte la qualifie « d'intérêt individuel » des femelles. Depuis cette époque, de nombreux auteurs se sont intéressés à ce problème, s'attachant à ses divers aspects : modalités de la prise de nourriture, déterminisme, influence sur la réduction de la population hôte, etc.

Dans l'immense majorité des cas, la prise de nourriture se fait par succion de l'hémolymphe qui sourd d'une blessure réalisée par le parasite à l'aide de son oviscapte. Dans quelques cas (quelques Ichneumonidés) les mandibules peuvent être utilisées pour faire une blessure ou tout au moins pour l'agrandir (BERLAND 1951 : 909, LEIUS 1961 : 1081).

Chez certains Hyménoptères (*Pteromalidae* et *Braconidae*), qui attaquent l'hôte enfermé dans un cocon, la prise de nourriture est effectuée à l'aide d'un tube de succion édifié avec le concours de l'oviscapte et de ses glandes annexes (LICHTENSTEIN 1921 : 734-735, TROUVELOT 1924 : 44-49, FULTON 1933 : 549-551, CLAUSEN 1940 : 121-124, SWEETMAN 1958 : 277-278, etc.).

« *L'host feeding* » est le fait des femelles, mais il arrive que les mâles profitent du pertuis ouvert par celles-ci pour venir s'y abreuver (PICARD 1921 : 1618).

On discute du degré de dépendance de la prise de nourriture avec l'acte de ponte. Probablement ces deux phénomènes sont liés, mais l'étroitesse de ce rapport peut varier dans une certaine mesure selon l'espèce considérée. D'après FLANDERS (1953 : 541), BARTLETT (1964 : 346), les blessures infligées à l'hôte avec l'oviscapte servent généralement à la ponte, suivie d'un prélèvement nutritionnel d'hémolymphe, mais parfois à une simple prise de nourriture. Dans certains cas même, les blessures ne servent ni à l'une ni à l'autre fin et FLANDERS (*l. c.*) les qualifie de « mutilations ».

On a par ailleurs montré que la nutrition des imagos aux dépens de l'hémolymphe de l'hôte — propre aux femelles — représentait un apport de substances hydrocarbonées indispensables à une fécondité et à une longévité normales (DOTEN 1911, FLANDERS 1953 : 641, LEIUS 1961-1962, BARTLETT 1964 : 349-350). Dans les cas où le prélèvement d'hémolymphe s'avère indispensable à la maturation des œufs, la ponte apparaît comme un acte obligatoirement lié à la prise de nourriture aux dépens de l'hôte (LEIUS 1961 : 1079). DELANOUE & ARAMBOURG (1964 : 331) ont, en revanche, démontré, chez *Eupelmus urozonus* Dalm., qu'il n'y a pas de liaison obligatoire entre ces deux phénomènes. La nutrition aux dépens de l'hémolymphe n'apparaît nécessaire que lorsque certaines substances se trouvent en quantité insuffisante dans les autres sources alimentaires. On peut, chez cet Hyménoptère, assister à de longues séries de ponte sans prélèvement d'hémolymphe, si la pondeuse est convenablement nourrie.

Chez les Diptères, la nutrition des imagos aux dépens de l'hémolymphe ne paraît guère répandue. Parmi les espèces endoparasites, elle n'a été signalée, à ma connaissance, que chez *Acridomyia sacharovi* et *A. canadensis*.

Le mode de nutrition d'*Acyglossa pollinosa* et des *Acridomyia* diffère notablement de celui observé chez les Hyménoptères parasites. Ces derniers absorbent les gouttelettes qui suintent des blessures essentiellement infligées à l'hôte à l'aide de l'oviscapte. La nutrition aux dépens de l'hémolymphe apparaît donc chez eux — mécaniquement parlant — comme une conséquence du comportement de ponte ou comme une déviation de ce compor-

Source : MNHN, Paris

tement [1]. Chez les Anthomyiidés acridiophages, la perforation est réalisée avec la trompe; utilisée en premier lieu pour la nutrition, elle devient la phase initiale, indispensable, mise à profit secondairement pour la ponte. De plus chez les Anthomyiidés, le comportement nutritionnel est obligatoirement lié au comportement de ponte. Il n'y a jamais de perforation pratiquée dans un but nutritionnel ou de mutilation. En revanche, le mode de nutrition des Anthomyiidés se rapproche de celui des prédateurs *s. st.* qui piquent ou broient avec leurs pièces buccales. C'est peut-être là une nouvelle preuve de l'état primitif du parasitisme chez ces Diptères.

Les Anthomyiidés : *A. pollinosa* et *Acridomyia* représentent, du point de vue que nous venons d'examiner, un cas particulier parmi les entomophages dont les imagos se nourrissent aux dépens de l'hôte, cas qui mériterait une étude plus approfondie pour savoir en particulier si, comme chez les Hyménoptères, le prélèvement d'hémolymphe est une condition nécessaire à la complète maturation des œufs.

* * *

Le comportement de relation est mal connu chez les Diptères acridiophages. On ne sait rien à ce sujet chez les *Acemyiina* et les *Ormiini*.

Chez les Némestrinidés les activités de relation et nycthémérale (voir Chap. v) sont indépendantes de l'hôte et liées à la recherche de la nourriture, du partenaire sexuel et des lieux de ponte.

Chez l'Anthomyiidé *A. pollinosa* et chez les Sarcophagidés on a décrit divers aspects de l'activité en rapport avec la vie végétative mais également avec la recherche de l'hôte, tel le survol par *A. pollinosa* de la végétation sur laquelle se tiennent les *Barbitistes* (voir Chap. II).

Divers auteurs ont signalé l'attitude des Sarcophagidés à l'affût sur des pierres et s'élançant sur tout objet se déplaçant dans le voisinage (Spencer & Buckell 1957 : 32, Baranov 1925, Olsoufiev 1929, Roehrich 1951 : 484). Ce comportement qui chez les femelles correspond à l'infestation des hôtes existe également chez les mâles où il traduit la recherche du partenaire sexuel (Spencer & Buckell *l. c.*).

II. SEXUALITÉ ET PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Nous abordons ici un des aspects qui était demeuré jusqu'alors des plus mal connus du cycle des Diptères acridiophages, car l'établissement des données exige un repérage précis dans le temps des phénomènes vitaux tels l'émergence imaginale, l'accouplement, etc. Cela implique l'élevage du parasite *in vitro*, rarement réalisé, à l'exception des Sarcophagidés.

La connaissance de la physiologie de la reproduction, chez la femelle en particulier, représente la clé de maints problèmes intéressant aussi bien l'infestation de l'hôte que le développement larvaire du parasite et mérite d'être approfondie.

1. Sex-ratio.

La sex-ratio ne peut être établie avec exactitude que par un recensement des individus obtenus *ex larvae*. De tels renseignements font généralement défaut ou sont trop fragmentaires pour avoir une signification précise.

Chez les Sarcophagidés cependant, Howitt (1951 : 22) indique chez *Tephromyiella atlanis* une sex-ratio de 1, déterminée à l'éclosion *in vitro* de 99 pupes (50 femelles et 49 mâles). Roehrich (1951 : 484) signale, dans des conditions analogues, avoir obtenu des mâles et des femelles de *Gesneriodes lineata* en proportions égales. Smith (1958) a donné la valeur de la sex-ratio chez diverses espèces : *Acridiophaga aculeata* (48,8 % de femelles, 51,2 % de mâles), *Protodexia hunteri* (51,7 % de femelles, 48,3 % de mâles), *Sarcophaga reversa* (43 % de femelles, 57 % de mâles). La sex-ratio de *Ceracia mucronifera* est de 1 (voir Chap. III)

Dans tous ces cas, le déterminisme du sexe est uniquement génotypique.

1. Lichtenstein (1921 : 735) avait émis un point de vue similaire. Pour cet auteur, l'« *hostfeeding* » est une habitude contractée secondairement chez un parasite qui au début de son évolution perforait les téguments avec sa tarière dans le seul but de la ponte.

Source : MNHN, Paris

2. Accouplement.

Hormis les hypothèses relatives aux déplacements des femelles de Némestrinidés (voir *supra*) l'on ne possède aucune information sur les circonstances de la découverte du partenaire sexuel.

L'accouplement proprement dit des *Ormiini, Glaurocarini, Gynandromyiini* paraît inconnu.

Chez les Némestrinidés et chez *Acyglossa,* les données se bornent à l'observation fortuite de couples, sans autres précisions.

Chez les *Acemyiina,* les seules informations sont celles établies chez *Ceracia mucronifera* (voir Chap. III) où j'ai décrit le comportement et la durée de la copulation et précisé les conditions physiologiques : les mâles peuvent s'accoupler 24 heures après leur imaginalisation et jusqu'à l'âge de 15-17 jours alors que les femelles ne sont capables de le faire que durant les 3-4 premiers jours de leur existence.

Chez les Sarcophagidés, les renseignements sont plus nombreux, le coït pouvant être obtenu *in vitro* sans difficultés. L'accouplement intervient tout de suite après l'imaginalisation ou pendant les premières 24 heures : chez *Gesneriodes filipjevi, G. lineata, Blaesoxipha grylloctona* (cf. Olsoufiev 1929 : 83), *Tephromyiella atlanis* (cf. Howitt 1951 : 23), *Sarcophaga caridei* (cf. Crouzel & Salavin 1961 : 659). Chez certaines espèces, la maturité sexuelle n'est atteinte que plus tard : à 8 jours chez *Servaisia arteagai* (cf. Salavin 1958 : 304), à 12 jours chez *Acandotheca neuquenensis* (cf. Crouzel & Salavin 1961 : 661). Le comportement de copulation est simple. Le mâle de *Gesneriodes lineata* (cf. Olsoufiev 1929) saute, sans préambule, sur le dos de la femelle sur laquelle il s'agrippe et l'intromission suit généralement assez vite. L'accouplement dure longtemps : 15 à 20 minutes chez *G. filipjevi,* 30 à 40 minutes parfois davantage chez *G. lineata,* 2 heures chez *Blaesoxipha grylloctona* (cf. Olsoufiev 1929), 30 minutes à 2 heures 45 minutes chez *Sarcophaga caridei* (cf. Crouzel & Salavin 1961 : 659). Les accouplements peuvent se répéter pendant plusieurs jours. Des aberrations dans la reconnaissance du sexe du partenaire ne sont pas rares; Crouzel & Salavin (*l. c.*) signalent des tentatives d'accouplement homosexuel.

3. Physiologie de la ponte.

Les quelques renseignements relatifs à la physiologie de la ponte proviennent des dissections de femelles, vierges ou fécondées, réalisées à des moments variés mais souvent indéterminés. Les résultsts de ces dissections, alliés aux enseignements que l'on tire de la morphologie du tractus génital femelle — connue au moins chez quelques représentants des divers groupes de Diptères acridiophages — sont suffisants pour établir la fécondité, la nature des germes expulsés, le mode de reproduction. Ils ne penvent permettre de révéler, dans le détail, les principaux aspects de la physiologie de la ponte tels que déterminisme, vitesse, époque de la descente des œufs dans les voies génitales, instant de la fécondation, durée d'incubation, etc. Cela ne peut être fait qne par une étude *in vitro.*

La fécondité des divers Diptères acridiophages est très variable et fonction des comportements de ponte (voir *infra*). Elle est considérable chez les *Ormiini-Glaurocarini* et les Némestrinidés qui déposent leurs germes loin de l'hôte [1]. Ces Diptères possèdent des ovaires volumineux renfermant chacun un nombre très élevé d'ovocytes (2 à 5 000) [voir Chap. IV et V]. Elle est moyenne chez les acridiophages déposant des germes au contact — ou dans — l'hôte; c'est le cas des Anthomyiidés dont les ovaires renferment 200 à 300 ovocytes, des *Acemyiina* et des *Gynandromyiini* où les ovaires de taille moyenne comptent en général 12 (*Acemyiina*) ou 32-36 (*Gynandromyiini*) ovarioles et produisent un nombre limité d'œufs (100 à 200). Elle demeure moyenne chez les Sarcophagidés dont les ovaires en grappe comportent un nombre variable d'ovarioles : 50 à 60 chez *Blaesoxiphella brevicornis* (cf. Zakhvatkin 1954 : 247).

La nsture des germes distribués, indépendante de leur nombre aussi bien que du comportement d'infestation (voir *infra*), est liée au degré d'incubation des œufs au moment

1. Il en est de même chez d'autres Tachinidés (Herting 1960 : 17), chez les Acroceridés (Capelle 1966), chez certains Bombyliidés (Biliotti, Demolin, Du Merle 1965; Du Merle 1966 *b* : 329) et, sans doute, chez la plupart des parasites qui distribuent leurs germes loin de l'hôte (phénomène de multiplication des stades larvaires des Vers parasites, par exemple).

Source : MNHN, Paris

de la ponte et évidemment à la présence d'un utérus. Les Némestrinidés et les Anthomyiidés qui pondent des œufs non incubés n'ont pas d'utérus. Les *Acemyiina* et les *Gynandromyiini* (*Phorocerosoma*) qui déposent des œufs renfermant des larves prêtes à éclore présentent un utérus court (*Gynandromyiini*) ou allongé et spiralé (*Acemyiina*). Chez *Ceracia mucronifera* l'incubation dure de 4 à 6 jours (voir Chap. III). Un utérus bien individualisé, tubulaire, allongé se rencontre également chez les *Ormiini-Glaurocarini* qui sont larvipares (TOWNSEND, III, 1936 : 99; CROSSKEY 1965 : 212-213). Chez les Sarcophagidés, qui sont larvipares ou ovolarvipares, l'utérus affecte souvent la forme d'un sac volumineux, allongé, parfois bifide.

La rareté des élevages réalisés *in vitro* explique que l'on connaisse mal les autres aspects de la physiologie génitale.

L'instant de la fécondation en particulier est loin d'avoir toujours été précisé. Chez les Anthomyiidés et les Némestrinidés, l'absence de rétention des œufs dans les voies génitales, en aval du débouché des canaux des spermathèques, laisse supposer que la descente des œufs et leur fécondation doivent intervenir au moment de l'ovojection. Il n'y a pas de raison de croire que la fécondation du premier œuf d'un lot ait lieu lors de la ponte du lot précédent comme on l'a montré chez certains Tachinidés déposant des œufs non incubés (DUPUIS 1963 : 199-200, HERTING 1965). C'est ce que laissent ressortir mes observations sur le développement embryonnaire d'*Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II). Chez les *Ormiini-Glaurocarini*, on ignore l'instant de la fécondation mais il est probable qu'elle se produise, en même temps que la descente des œufs, tout de suite après l'accouplement. Les informations les plus complètes sont celles que j'ai pu réunir chez l'*Acemyiina : Ceracia mucronifera* (voir Chap. III), où l'accouplement intervient nécessairement dans les trois premiers jours de la vie des femelles. Le coït déclenche la descente de tous les œufs dans l'utérus et la fécondation a lieu au fur et à mesure de leur passage dans le récessus de fécondation, ici nettement individualisé sous forme d'une évagination de l'oviducte impair. Ces deux phases physiologiques sont pratiquement achevées en 24 heures.

La période de préoviposition paraît courte chez les Anthomyiidés : 3 à 5 jours chez *Acidomyia sacharovi* (cf. RUKAVISHNIKOV 1930 : 255). Chez les Némestrinidés et les *Ormiini* elle n'est pas connue. Elle est nulle chez les *Acemyiina* où les œufs sont mûrs dès l'imaginalisation (*Ceracia mucronifera* et *Acemyia acuticornis*, voir Chap. III). Chez les Sarcophagidés, la période de prélarviposition, précisée par des élevages, est relativement longue : 12 à 15 jours chez *Gesneriodes filipjevi*, *G. lineata*, *Blaesoxipha grylloctona* (cf. OLSOUFIEV 1929); 8 à 10 jours chez *Sarcophaga caridei* (cf. CROUZEL & SALAVIN 1961 : 658); 7 à 8 jours chez *Tephromyiella atlanis* (cf. HOWITT 1951); CROUZEL & SALAVIN (1961 : 661) parlent même de 35 jours chez *Acandotheca neuquenensis*.

Le rythme de ponte a été partiellement précisé chez les Némestrinidés où il est très rapide (voir Chap. V) : plusieurs centaines d'œufs par jour. L'Anthomyiidé *Acyglossa pollinosa* dépose toujours plusieurs œufs à la fois (en paquets d'une dizaine en moyenne) et peut répéter la ponte 3 à 5 fois par jour (voir Chap. II). L'*Acemyiina Ceracia mucronifera* pond également plusieurs œufs à la fois et peut en une journée épuiser près du tiers à la moitié de son « stock » d'œufs (voir Chap. III). Chez les Sarcophagidés, la quantité de larves expulsées en une attaque est généralement faible, de même que l'est le nombre d'attaques journalières : *Gesneriodes lineata* émet de 1 à 3 larves à la fois et réalise plusieurs attaques par jour, *G. filipjevi* ne place généralement qu'une larve mais peut réaliser de 1 à 6 attaques consécutives (OLSOUFIEV 1929), *Servaisia arteagai* n'éjecte qu'une larve à la fois (SALAVIN 1958 : 300) et *Sarcophaga caridei* 4 à 5, parfois 10 (CROUZEL & SALAVIN 1961 : 657).

III. COMPORTEMENT D'INFESTATION

Le mode d'infestation de l'hôte varie selon le parasite considéré : ponte sur des supports éloignés de l'hôte, sur ou dans le corps des hôtes, d'œufs non embryonnés, d'œufs incubés, voire de larves. Je classerai ces modes en fonction du degré d'intimité des rapports qu'ils impliquent entre la femelle et son hôte, cet aspect étant primordial pour le parasitologiste.

Je mettrai à part le cas des *Ormiini* et des *Glaurocarini* dont on ignore le mode exact d'infestation. Certes, l'existence de planidia dans l'utérus des femelles permet de conclure à la larviposition mais on ne sait si les larves sont déposées au contact de l'hôte ou sur la végétation. Ces Diptères sont dépourvus d'oviscapte différencié (CROSSKEY 1965 : 212-213).

Source : MNHN, Paris

Parmi les autres Diptères acridiophages on distinguera :

1. Ponte à l'écart de l'hôte.

La ponte à l'écart de l'hôte est réalisée chez les Némestrinidés qui placent un nombre très élevé d'œufs non incubés dans les esvités de divers supports de l'habitat des Orthoptères. Celles-ci sont des trous d'Insectes, fissures des troncs et des écorces, fentes des murs (*Trichopsidea clausa, Symmictus costatus*) ou des excavations naturelles de la végétation herbacée (*Neorhynchocephalus sackenii* et *N. tauscheri*). Les femelles sont pourvues d'un oviscapte allongé grâce auquel elles peuvent introduire les œufs dans de petites esvités. Les imagos de Némestrinidés n'ont aucun rapport avec leur hôte et la vie imaginale atteint ici le maximum d'indépendance de la vie parasitaire.

2. Ponte au contact de l'hôte.

a. *Larviposition.*

La larviposition est de règle chez les Sarcophagidés acridiophages, encore que très souvent les larves expulsées sont enfermées dans le chorion de l'œuf dont elles se libèrent tout de suite après leur sortie de l'utérus. La comparaison des données bibliographiques me conduit, avec J. Léonide (1967), à distinguer, chez les Sarcophagidés, diverses modalités d'infestation correspondant à des contacts de plus en plus étroits et précis entre l'hôte et la femelle du parasite.

α. Dépôt de larves en un point quelconque du corps de l'hôte (Sarcophagidés de la catégorie I).

Les femelles poursuivent les Acridiens en vol (*Gesneriodes lineata*, cf. Olsoufiev 1929) ou au sol (*Gesneriodes filipjevi*, cf. Olsoufiev 1929; *G. unicolor*, cf. Zakhvatkin 1954; *Sarcophaga caridei*, cf. Crouzel & Salavin 1961). Elles placent leurs larvules sur le corps de l'hôte soit en les projetant à distance (*G. filipjevi*, cf. Olsoufiev 1929; *G. unicolor*, cf. Zakhvatkin 1954), soit en les déposant directement (*G. lineata*, cf. Baranov 1925 et Olsoufiev 1929; *S. caridei*, cf. Crouzel & Salavin 1961). Les Criquets atteints en vol par les femelles de *G. lineata* se laissent tomber. On ne sait s'il s'agit là d'une conséquence de la percussion ou comme le laisse supposer Olsoufiev (1929) d'une réaction de l'hôte qui n'est jamais inquiété à terre. Au laboratoire, *S. caridei* (cf. Crouzel & Salavin 1961) et *Sarcophaga reversa* (cf. Smith 1958) n'attaquent pas les Orthoptères immobiles mais leur sautent dessus dès qu'ils bougent. D'après Baranov (1925), *G. lineata*, n'infestant dans la nature que les Acridiens qui volent ou sautent, dépose cependant en captivité ses larves sur des Criquets à terre. J. Léonide (non publié) est arrivée à la même conclusion. La plupart des espèces de ce groupe sont dépourvues d'oviscapte saillant (cas de tous les *Gesneriodes*) [cf. Séguy 1941 : 179, Zakhvatkin 1954 : 252].

β. Dépôt de larves en un point précis et protégé du corps de l'hôte (Sarcophagidés de la catégorie II).

Ce deuxième mode de larviposition très tôt reconnu (Künckel d'Herculais 1894 : 1107, Portchinsky 1894 : 24) a été tenu comme suspect par Lahille (1907). Ce processus d'infestation a été observé depuis en détail : Olsoufiev 1929, Rukavishnikov 1930, Howitt 1951, Zakhvatkin 1954, Salavin 1958, Smith 1958, Crouzel & Salavin 1961, J. Léonide 1964 et 1965. Il se singularise autant par l'existence d'un comportement d'accoutumance fort curieux que par l'originalité des lieux de dépôt des larves. La femelle accoutume l'hôte à sa présence par de longues et complexes manœuvres d'approche, allant jusqu'à poser ses pattes sur l'Acridien, puis brusquement elle introduit, avec son oviscapte, une ou plusieurs larves dans une région abritée et déterminée du corps de l'hôte. C'est en général la cavité génito-anale (*Blaesoxipha grylloctona*, cf. Olsoufiev 1929; *Acandotheca neuquenensis*, cf. Crouzel & Salavin 1961 : 661-662; *Blaesoxipha berolinensis*, cf. J. Léonide 1964 : 4353), mais ce peut être également la cavité buccale (*Servaisia arteagai*, cf. Salavin 1958 : 300; *Blaesoxipha ungulata*, cf. J. Léonide 1965 : 5200), les replis intersegmentaires unissant les tergites abdominaux (*Blaesoxiphella brevicornis*, cf. Zakhvatkin 1954 : 247) ou de simples replis du tégument, à la base de pattes (*Protodexia hunteri*, cf. Smith 1958 : 230). Toutes les espèces de ce groupe sont pourvues d'un ovipositeur plus ou moins saillant à extrémité pointue ou arrondie.

Source : MNHN, Paris

γ. Dépôt de larves à l'intérieur du corps de l'hôte (Sarcophagidés de la catégorie III).

Ce mode, original pour un Sarcophagidé, a été décrit par MIDDLEKAUFF (1959 : 726-727) chez *Sarcophaga falciformis* (= *Servaisia falciformis*, cf. ROBACK 1954 : 87) qui inocule ses larves à travers la cuticule des métafémurs de l'hôte. J. LÉONIDE (1967) vient d'observer le comportement d'infestation de la femelle de *Blaesoxipha rossica* qui à l'aide de son oviscapte — pointu, très saillant et recourbé ventralement, la pointe dirigée vers l'avant — perce les membranes intersegmentaires de l'abdomen de l'hôte et injecte ses larves. Il est probable que les espèces dont les femelles se caractérisent par la présence d'un oviscapte saillant et pointu déposent leurs larves dans des endroits abrités (cavités buccale ou anale) soit même à l'intérieur du corps de l'hôte. J. LÉONIDE (1964 : 4354), constatant chez *Blaesoxipha berolinensis* l'instantanéité de la pénétration et le fait que les larvules sorties de l'utérus maternel ne survivent pas plus de 2 minutes, a émis l'hypothèse d'une inoculation — au moins facultative — chez cette espèce.

Il semble bien exister au sein des Sarcophagidés acridiophages, en allant de la larviposition effectuée au hasard sur le corps de l'hôte à celle qui se réalise après accoutumance de ce dernier dans une région privilégiée et à l'inoculation, une évolution qui se traduit chez la femelle par l'acquisition d'un comportement de plus en plus perfectionné.

Cette évolution semble d'ailleurs s'installer progressivement et le comportement de certaines espèces témoigne parfois d'une marge de variation qui le place dans des estégorica intermédiairca entre celles que nous avons décrites. Ainsi, J. LÉONIDE (1965 : 5200-5201) a montré que *Blaesoxipha ungulata* déposait sca larves dans la cavité buccale ou anale, mais quelquefois en des points divers et peu abrités du corps de l'hôte. Le comportement de cette capèce, peu stéréotypé, fait transition entre celui des espèces de la catégorie I et de la catégorie II. De même, d'après J. LÉONIDE (1967), la femelle de *Blaesoxipha rossica* qui inocule ses larvca peut, lors de certaines infestations — qui sont toujours brusques —, ne pas parvenir à injecter complètement la larve. Certaines fois, la membrane de l'hôte est perforée et la larve, déposée à côté, s'introduit par la blessure; d'autrca fois la membrane n'est pas percée et la larve pénètre en érodant elle-même le tégument. Tout cela « *donne l'impression* » d'un comportement non encore bien fixé et en voie d'acquisition.

b. *Oviposition.*

α. Sur le corps de l'hôte.

Les *Acemyiina* et les *Gynandromyiini* collent des œufs macrotypes sur toutes les parties du corps de l'hôte et en particulier sur lca plus exposées. Selon les espèces, un seul (*Phorocerosoma forte*, cf. IWATA & NAGATOMI 1954 : 26) ou plusieurs (*Ceracia mucronifera*, voir Chap. III) œufs peuvent être déposés en une attsque. Ces Tachinidés sont dépourvus d'oviscapte saillant ou en possèdent un court (*Ceracia*). Les œufs sont, au moins chez lca *Acemyiina*, complètement incubés et contiennent des larves prêtes à sortir (voir Chap. III).

β. Dans le corps de l'hôte.

La ponte, à l'intérieur de la cavité générale de l'hôte, d'œufs non incubés s'observe chez les Anthomyiidés : *Acridomyia* et *Acyglossa pollinosa*. La Mouche saute sur l'hôte, perfore à l'aide de sa trompe une membranc intersegmentaire, se retourne et glisse son ovipositeur dans la blessure. *A. pollinosa* introduit en une fois de 2 à 18 œufs. Chez les Anthomyiidés acridiophages, les derniers segments de l'abdomen différencient un ovipositeur télescopique mais non perforant.

* * *

Nous pouvons déjà retenir, parmi les enseignements tirés de l'étude de la vie imaginale, qu'il existe ches les Diptères acridiophages tous les degrés de dépendance entre l'imago et son hôte.

Les femelles de Némestrinidés ignorent l'hôte dans lequel se développe leur descendance, celles des Sarcophagidés, des *Acemyiina* et des Anthomyiidés doivent le rechercher — avec tout ce que cela comporte — afin d'y placer leurs germes d'une manière ou d'une autre.

Source : MNHN, Paris

Mais alors que certaines (*Acemyiina* et Sarcophagidés de la catégorie I) déposent œufs ou larves en des points quelconques et imprécis (manquant parfois leur but), d'autres (Sarcophagidés II) les glissent dans des régions privilégiées du corps de l'hôte. Les Anthomyiidés et les Sarcophagidés de la catégorie III introduisent leurs germes dans l'hôte. Le degré maximal de dépendance est atteint avec les Anthomyiidés où la femelle utilise l'hôte pour le dépôt de ses œufs, mais également pour assurer sa nutrition.

B. VIE PRÉIMAGINALE

La vie préimaginale des parasites protéliens peut se subdiviser en trois phases de signification parasitologique distincte et qui ne correspondent pas nécessairement aux stades morphologiques des larves :

1° La phase préparasitaire, antérieure à l'existence des rapports parasitaires entre la larve I et l'hôte, se divise parfois elle-même en deux phases :

— la phase *proxénique*[1], *antérieure à l'établissement de contact avec l'hôte;* elle peut comprendre, le cas échéant, une période utérine et une période libre,

— la phase *paraxénique* durant laquelle il y a contact entre l'hôte et le parasite sans qu'il y ait pour cela établissement de rapport parasitaire *s. st.* Elle se déroule à la surface du corps de l'hôte, exceptionnellement à l'intérieur;

2° La phase endoparasitaire commence avec l'activité de la larve I dans l'hôte, c'est-à-dire quand la larve I pénètre ou éclôt dans l'hôte, instant que Pantel appelait la prise de possession. Cette définition du début de la phase parasitaire a été reconnue par Herting (1960 : 13) et par Dupuis (1963 : 268). L'œuf, même déposé à l'*intérieur* du corps de l'hôte, représente un stade inactif, et, n'agissant en aucune manière sur l'hôte, ne peut être considéré comme appartenant à la phase parasitaire. La phase endoparasitaire dure jusqu'à la sortie des larves. Cette phase peut également être appelée *endoxénique*, si l'on entend par là non seulement la situation interne du parasite mais encore l'apparition d'interactions dans le couple hôte/parasite;

3° La phase post-parasitaire ou *métaxénique* débute à la sortie des larves et comporte la période larvaire non parasitaire, le développement nymphal et s'achève à l'imaginalisation.

I. PHASE PRÉPARASITAIRE

L'existence et la durée des phases proxénique (intra-utérine ou libre) et paraxénique dépendent du degré d'intérêt que manifestent les parasites femelles vis-à-vis de leur hôte et du degré d'incubation des germes au moment de leur dépôt. Il est particulièrement utile de faire une distinction entre les espèces dont le développement comprend une phase libre relativement durable dans le milieu extérieur (= phase proxénique libre et dans certains cas phase paraxénique) et celles qui en sont dépourvues. Les conséquences qui en résultent, tant sur le plan physiologique qu'éthologique, sont, pour la jeune larve, complètement différentes.

1. Phase proxénique.

Les espèces dont les femelles ne montrent aucun intérêt pour les hôtes ont un développement larvaire avec une phase proxénique libre de durée variable. Ce mode de développement se rencontre chez les Némestrinidés et chez les *Ormiini-Glaurocarini.*

a. *Libre.*

Chez les Némestrinidés, qui déposent leurs œufs non incubés sur des substrats ou la végétation, il n'y a pas de phase utérine et tout le développement embryonnaire ainsi que l'éclosion ont lieu dans le milieu extérieur. Les facteurs météorologiques ont une influence directe non seulement sur la durée de la période d'incubation (qui varie de 8 à 20 jours chez *Trichopsidea clausa* par exemple) mais encore sur le succès du développement. Les larves

1. La subdivision de la vie préimaginale en phases pro-, para-, endo- et métaxéniques ainsi que les termes les désignant m'ont été suggérés par Dupuis.

Source : MNHN, Paris

néonates écloses sur les supports de ponte sont des planidia. Leur dissémination se fait en partie de manière passive (influence du vent et de la pesanteur) et en partie de manière active (grande motilité, aptitude au saut). L'absence totale d'intérêt des femelles vis-à-vis des hôtes et la ponte dans le milieu extérieur soumettent le développement des œufs à l'influence des facteurs extrinsèques. Les planidia se trouvent dans la nécessité de survivre un certain temps et de rechercher l'hôte. La pénétration s'effectue activement à travers les membranes minces, exceptionnellement par un orifice stigmatique (voir Chap. v).

b. *Intra-utérine + libre.*

Chez les *Ormiini-Glaurocarini*, qui sont larvipares, tout le développement embryonnaire et l'éclosion se produisent, à l'inverse des précédents, dans l'utérus et à l'abri des variations du milieu extérieur. Ici il y a donc une phase proxénique intra-utérine. On ignore l'existence éventuelle d'une phase proxénique libre, mais celle-ci est vraisemblable. La pénétration s'effectue activement, fort probablement à travers les membranes intersegmentaires (voir Chap. iv).

c. *Intra-utérine seule.*

Chez les espèces dont les femelles témoignent un certain intérêt pour leurs hôtes, se traduisant par le dépôt de germes sur leur corps, la phase proxénique libre disparaît. Seule peut subsister l'étape intra-utérine, dans la mesure où les germes déposés sont plus ou moins incubés : c'est le cas chez les espèces ovolarvipares (*Acemyiina, Gynandromyiini*, Sarcophagidés). Si les germes ne sont pas incubés (Anthomyiidés) la phase proxénique disparaît totalement.

2. Phase paraxénique.

Chez les espèces dont les femelles n'ont pas de contact avec l'hôte, la phase paraxénique se réduit aux séquences de prise de contact et de pénétration des planidia.

Chez les Diptères acridiophages dont les femelles sont intéressées par l'hôte, c'est-à-dire déposent leurs œufs ou leurs larves en surface ou même à l'intérieur du corps de l'hôte, la durée de la phase paraxénique dépend tout autant du degré d'incubation des germes à la ponte que du degré d'intimité des rapports entre la femelle et son hôte.

Chez les *Acemyiina* et les *Gynandromyiini*, le développement embryonnaire se se déroule dans l'utérus maternel. La femelle colle, à l'extérieur du corps de l'hôte, des œufs contenant des larves prêtes à éclore. Éclosion et pénétration ont lieu de pair, par perforation simultanée du chorion et du tégument sous-jacent. Il n'y a plus de phase proxénique libre, la larve se trouvant d'emblée placée au contact de l'hôte. Celle-ci n'a pas à survivre dans le milieu extérieur dont elle est protégée par le chorion de l'œuf, ni à rechercher l'emplacement de la pénétration, mais elle doit s'introduire par ses propres moyens dans l'hôte. La phase paraxénique dure de l'instant du dépôt de l'œuf à celui de la pénétration incluse.

Chez les Sarcophagidés, le développement embryonnaire a lieu dans les voies maternelles et l'éclosion se produit au moment de l'ovojection. La larve est déposée *sur le corps* de l'hôte selon des degrés divers de précision en fonction du comportement maternel.

Chez les espèces de la catégorie I (voir *supra*) la larve néonate se déplace à la surface du corps à la recherche d'un emplacement convenable à la pénétration. Ces espèces, par l'existence d'un stade libre, de durée relativement éphémère, vivant dans le milieu extérieur, font la transition avec celles que nous avons vues plus haut et possédant un *véritable* stade planidium. Mais ici la phase libre se déroulant sur l'hôte est paraxénique et la larve n'a pas à assurer la découverte de l'Orthoptère. La durée de la phase paraxénique se confond avec le temps nécessaire à la découverte d'un endroit favorable à la pénétration, et à l'introduction dans l'hôte.

Chez les Sarcophagidés de la catégorie II, dont l'intérêt des femelles pour l'hôte est plus grand (voir *supra*), la pénétration s'accomplit presque immédiatement et activement au point de dépôt des larves. La recherche de l'endroit propice à la pénétration est éliminée. La phase paraxénique est éphémère et se confond avec la pénétration.

Enfin chez les espèces dont les femelles injectent leurs germes directement dans le corps de l'Orthoptère la phase paraxénique se réduit considérablement. Chez les Sarcophagidés de la catégorie III, la phase paraxénique serait nulle si l'injection s'effectuait toujours avec succès. Mais chez certaines espèces tout au moins, ce comportement n'est pas stéréotypé.

Source : MNHN, Paris

Il arrive que l'injection soit partielle ou n'ait pas lieu (voir *supra*), et nous sommes ramenés — du point de vue parasitaire — à des conditions similaires à celles des Sarcophagidés de la catégorie II.

Chez les Anthomyiidés, les œufs non incubés sont directement injectés dans le corps de l'hôte où se réalisent le développement embryonnaire et l'éclosion. La durée d'incubation, difficile à établir chez *Acyglossa pollinosa* vu l'échelonnement du développement, est de l'ordre de 10 à 25 jours (voir Chap. II). Il n'y a pas ici de problème de survie ni de pénétration. Les phases pro- et paraxénique n'existent pas. Tout au plus peut-on reconnaître une phase paraxénique « interne », si l'on s'en tient à la définition donnée plus haut.

3. Caractères de la vie préparasitaire.

La vie préparasitaire est, selon les divers Diptères acridiophages, extrêmement diverse. Cette hétérogénéité résulte directement des différences constatées dans le comportement et la physiologie de ponte des femelles qui conditionnent cette phase. Lorsque la femelle n'a aucun rapport avec l'hôte, il existe une phase proxénique libre et la larve néonate doit survivre dans le milieu extérieur, rechercher l'hôte et y pénétrer par ses propres moyens [1]. Lorsque la femelle s'intéresse à l'hôte, la phase proxénique libre disparaît et l'activité de la larve est d'autant plus réduite que les rapports entre l'imago et l'hôte sont étroits et précis. Les larves déposées au hasard sur le corps de l'hôte recherchent encore le point favorable à la pénétration. Cette recherche est éliminée lorsque les larves ou les œufs sont placés au point même de la pénétration. Cette dernière reste la seule opération que la larve doit accomplir. Elle disparaît chez les espèces dont les femelles introduisent œufs ou larves dans l'hôte.

Les œufs et les larves néonates montrent, selon l'emplacement où ils sont déposés, une morphologie spéciale qui traduit une adaptation morphologique et physiologique.

Les œufs d'Anthomyiidés qui sont injectés sont ovoïdes. Ceux de Némestrinidés et de Sarcophagidés sont cylindriques, allongés, arrondis aux extrémités. Ceux de *Gynandromyiini* et d'*Acemyiina*, collés sur l'hôte, sont plan convexes, macrotypes, à chorion dorsal épais, percé de cryptes respiratoires, à chorion ventral mince différenciant une sole adhésive.

Les larves néonates présentent des aptitudes très diverses à survivre dans le milieu extérieur. Les planidia de Némestrinidés résistent longtemps. Prescott (1961 : 562) a conservé vivants ceux de *Neorhynchocephalus sackenii* pendent six semaines. Chez les Sarcophagidés, il existe fréquemment un rapport véritablement inverse entre la durée moyenne de survie des larves hors de l'hôte et la précision avec laquelle les femelles les déposent (J. Léonide, 1965-1967). Ainsi les larves I de *Gesneriodes lineata* placées au hasard sur le corps de l'hôte s'avèrent capables d'y survivre plusieurs heures. Celles de *Blaesoxipha ungulata*, déposées avec une précision moyenne en des endroits privilégiés du corps de l'hôte, peuvent rester en vie de 15 à 30 minutes. Les larves de *Blaesoxipha berolinensis* placées sur le lieu même de la pénétration meurent desséchées 5 minutes après leur dépôt si elles demeurent à l'extérieur. Il existe cependant des exceptions. Les larves de *Sarcophaga caridei* émises au hasard sur le corps ne résistent pas plus d'une minute (Crouzel & Salavin 1961 : 657) [2]. On ignore la durée de survie des planidia d'*Ormiini-Glaurocarini*.

Les dispositions anatomo-physiologiques qui assurent l'aptitude à la survie dans le milieu extérieur demeurent inconnues. Si les planidia d'*Ormiini* présentent une cuirasse sclérifiée, ceux de Némestrinidés en sont dépourvus et ne montrent pas de spinulation, mais de longues soies locomotrices.

Les larves déposées loin de l'hôte doivent se déplacer, rechercher l'hôte et l'emplacement favorable à la pénétration. Ces opérations mettent en jeu toute une série de mécanismes ignorés chez les *Ormiini* et à peine connus chez les Némestrinidés et les Sarcophagidés. Chez les Némestrinidés, les planidis très agiles se déplacent soit à la manière des chenilles arpenteuses, soit par sauts grâce à la présence des soies. Chez les Sarcophagidés, les déplacements s'effectuent par reptation et sont favorisés par l'abondante spinulation qui entoure les segments

1. Les œufs microtypes de certains Tachinidés qui doivent être ingérés par l'hôte traversent avant l'ingestion une phase proxénique similaire.

2. Il est remarquable de constater que les larves I de ce Sarcophagidé — comme celles de *Servaisia arteagai* — qui ont une période de survie très brève, sont projetées hors de l'utérus maternel dans un liquide, qui« *parece tener la propiedad de conservar en estado húmedo a las larvas mientras dura la penetracion*» (Salavin 1958 : 300).

Source : MNHN, Paris

du corps essentiellement dans sa partie ventrale (Zakhvatkin 1954 : 248). On ignore si les planidia parviennent au contact de l'hôte par hasard ou guidés par des stimuli.

On n'est pas plus informé sur le déterminisme du comportement des larves qui assure la découverte de l'emplacement convenable à la pénétration. Les larves de *Blaesoxipha ungulata*, déposées sur le corps de l'hôte, se dirigent tout de suite vers un repli (sous le pronotum, sous les ailes, dans la bouche, etc.) [J. Léonide 1965 : 5 200]. Les planidia de Némestrinidés suivent les sinuosités du corps de l'hôte et cherchent à s'introduire dans toutes les dépressions.

Le problème de la pénétration à l'intérieur du corps se pose pour toutes les larves qui n'ont pas été introduites directement. Chez les *Acemyiina* et les *Gynandromyiini*, les œufs étant déposés le plus souvent sur des sclérites durs et épais de l'exosquelette de l'hôte, la larve néonate est obligée de se frayer son chemin à travers ces formations. Les larves de Némestrinidés et de Sarcophagidés, inversement, recherchent les minces membranes intersegmentaires qu'elles percent.

La durée de pénétration, temps nécessaire à la perforation du tégument et à l'introduction *s. st.*, s'est révélée variable, en fonction, d'une part de l'emplacement et par suite des qualités physiques et mécaniques du tégument traversé et, d'autre part des aptitudes de la larve. Chez les *Acemyiina*, ce temps est assez long. Chez *Ceracia mucronifera*, il est de 30 minutes à plus d'une heure avec des valeurs extrêmes de 5 minutes à 4 heures (voir Chap. III) [1]. Chez les Némestrinidés, les espacités et vitesses de pénétration se sont montrées fluctuantes selon les lots de planidia. Cela laisse supposer que l'état physiologique des larves joue un rôle. Le temps de pénétration a varié entre 10 minutes et 4 heures chez *Symmictus costatus* (voir Chap. v). Chez les Sarcophagidés, il paraît dépendre des qualités physiques du tégument traversé. L'entrée à travers les membranes tympaniques s'effectue en 10-30 secondes (Spencer 1958 *b* : 506), elle est aussi brève à travers les membranes minces de la région génito-anale (J. Léonide 1964 chez *Blaesoxipha berolinensis*). Elle dure de 40 secondes à 15 minutes chez *Blaesoxipha ungulata* (cf. J. Léonide 1965 : 5201), de 1 à 30 minutes chez *Gesneriodes lineata* en fonction de l'épaisseur du tégument (J. Léonide non publié). Les mécanismes de la perforation sont mal connus. Les larves I utilisent, comme chez d'autres Tachinidés (Herting 1960 : 19), leurs crochets buccaux et l'action mécanique est certaine. Les larves I pénétrant par leurs propres moyens (Némestrinidés, Sarcophagidés, *Acemyiina*) présentent des pièces buccales robustes et parfois une ou plusieurs couronnes d'épines péri-orales très développées. Les larves I d'Anthomyiidés, qui éclosent directement dans l'hôte, sont dépourvues de spinulation et présentent des pièces buccales réduites. L'action mécanique est vraisemblablement suffisante à assurer la perforation chez les Sarcophagidés; cela paraît improbable chez les *Acemyiina* et les Némestrinidés. Chez ces derniers, il existe de volumineuses glandes salivaires et Spencer (1958 : 506) suppose qu'elles doivent participer par leur sécrétion à un ramollissement chimique du tégument. L'existence d'une zone décolorée autour du trou de pénétration des larves d'*Acemyiina* a permis d'évoquer une hypothèse analogue (voir Chap. III), déjà émise par Pantel (1898 : 49, 1910 : 45) dans le cas de *Thrixion*. A ce sujet, voir encore Herting (1960 : 19-20).

La perforation pratiquée, les larves s'introduisent par l'orifice et progressent par des mouvements de contractions péristaltiques. La pénétration peut être favorisée par la présence d'épines dirigées vers l'arrière (Baranov 1925 : 136, Crouzel & Salavin 1961 : 658). Cependant de telles épines fréquentes et bien développées chez les Sarcophagidés (Baranov 1924, Crouzel 1944 et 1950, Smith & Finlayson 1950, Howitt 1951, etc.), sont réduites chez les *Acemyiina* (voir Chap. III) et n'existent pas chez les Némestrinidés (voir Chap. v). J. Léonide (1967 : 233) a montré que les larves I du Sarcophagidé *Blaesoxipha rossica*, chez qui les épines très développées des ceintures des segments abdominaux sont dirigées *vers l'avant*, étaient injectées la région *postérieure la première*. Il est vrai que lorsque les larves pénètrent par leurs propres moyens elles le font les crochets bucesux en avant, à contre-sens des épines. Zakhvatkin (1954 : 254), chez *Gesneriodes unicolor*, a supposé l'existence d'une relation entre le sens de la sortie des larves hors des voies génitales maternelles et l'orientation de la spinulation. Ces questions des rapports entre le développement et l'orientation des épines [2] d'une part, leurs conséquences sur le sens de la sortie des larves hors des voies génitales maternelles et dans la pénétration d'autre part, demandent à être clarifiées.

1. Ce temps est relativement bref par rapport à celui que l'on note chez d'autres Tachinaires (cf. Herrebout 1966 : 350).

2. Bien constituées dès l'éclosion chez les Sarcophagidés.

Source : MNHN, Paris

La phase préparasitaire présente, selon le comportement maternel des parasites, des phénomènes biologiques fort divers. Le développement embryonnaire et l'éclosion peuvent se produire dans des milieux aussi divers que les voies génitales de la femelle, le milieu extérieur, la surface ou l'intérieur du corps de l'hôte, ce qui le cas échéant implique la survie dans le milieu extérieur, la recherche de l'hôte et la pénétration. Ces phénoménes se traduisent par des « adaptstiona [1] morphologiques et physiologiques » importantes, essentiellement visibles sur l'œuf, la larve néonate et dans le comportement de cette dernière. Ces caractères adaptatifs, bien marqués chez les Némestrinidés, les *Ormiini-Glaurocarini*, s'affaiblissent au fur et à mesure que les rapports entre la femelle et l'hôte deviennent plus étroits et que les œufs et les larves I ont un rôle dont l'importance décroît (*Acemyiina*, Sarcophagidés). Ils s'estompent totalement chez les Anthomyiidés. Il importe de retenir de ces exemples que les comportements maternels d'infeststion sont primordiaux pour le parasitologiste, au même titre que les caractères morphologiques et anatomiques tirés de l'œuf et des larves néonates. Il serait souhaitable que des études des Diptères acridiophages encore ignorés ou mal connus soient entreprises sous ces divers aspects, en particulier chez les Anthomyiidés, les Sarcophagidés, les *Ormiini-Glaurocarini*.

II. PHASE ENDOPARASITAIRE OU ENDOXÉNIQUE

La vie endoparasitaire commence dès que la pénétration — ou l'éclosion — dans l'hôte est effective.

Durant cette période, les larves de Némestrinidés muent trois fois, celles des autres Diptères deux fois. Elles passent respectivement par quatre et trois atades morphologiques. Les exuvies demeurent dans l'hôte où l'on peut les trouver même après la sortie du parasite, à l'exception de celle du dernier stade qui, chez les Cyclorrhaphes en particulier, constituera le puparium.

La vie endoparasitaire est marquée par des phénomènes biologiques dont le déroulement ne coïncide pas obligatoirement avec les divers stades morphologiques de la larve. C'est donc ces problèmes biologiques que je vais envisager et non la physiologie des larves aux différents âges.

1. Déplacementa et localisation.

Les larves des Diptères acridiophages, qu'elles soient localisées ou non (voir *infra*), demeurent dans la cavité thoraco-abdominale de l'hôte. Lorsque les larves pénètrent en des points éloignés de cette région, elles devront accomplir des déplacementa parfois longs et compliqués. C'est le cas des larves d'*Acemyiina* (voir Chap. III) et de *Gynandromyiini* dont nombre d'œufs sont déposés sur des appendices; les larves de *Ceracia mucronifera*, dont les œufs sont placés sur les tarses ou les tibias, doivent franchir des passages difficiles telles les articulations tarso-tibiales, tibio-fémorales, fémoro-coxales, etc. De tels déplacements existent ches certains Sarcophagidés tel *Sarcophaga falciformis* dont les larves pénétreraient à travers les métafémurs (Middlekauff 1959). On ignore si ces mouvements ont la valeur de tropismes ou, au contraire, s'effectuent au hasard, tout au plus guidés par la conformation des parties du corps de l'hôte. Chez *Ceracia mucronifera* c'est cette dernière hypothèse qui semble se vérifier (voir Chap. III).

Une fois parvenues dana la cavité thorsco-abdominale, les larves s'installent en des points plus ou moins précis. La localisation atteste assez souvent l'existence de besoins particuliers chez les larves. De ce point de vue, les Diptères acridiophages se subdivisent en deux groupes opposés.

1° Les larves d'Anthomyiidés et de Sarcophagidés vivent librement dans l'hémocœle de leur hôte sans localisation précise et ne se fixent à aucun moment de leur existence par l'intermédiaire d'un siphon respiratoire. On les trouve alors dans la cavité thoraco-abdominale dans laquelle elles se déplacent. Si l'on en rencontre parfois dans des régions diverses : dans

1. Il s'agit là plus d'une hypothèse que d'une conclusion. Les caractères morphologiques particuliers constatés chez des espèces ayant des comportements également particuliers ne sont réellement adaptatifs que s'ils n'existent pas ailleurs; ce qui reste à prouver. Thompson & Parker (1927) ont montré qu'il fallait être prudent dans le domaine de l'adaptation morphologique. De nombreux exemples seront nécessaires à une juste opinion.

Source : MNHN, Paris

la tête, sur ou entre les organes [larves d'*Acridomyia sacharovi* dans la cavité mandibulaire (Rukavishnikov 1930)], ces localisations ne sont ni spécifiques ni constantes et ne sont que le résultat d'une dispersion au hasard.

2° Les larves de Tachinidés et de Némestrinidés peuvent vivre d'abord librement dans l'hémocœle de l'hôte mais, à une époque plus ou moins précoce de leur vie, elles se fixent obligatoirement par l'intermédiaire d'une gaine respiratoire en un point généralement déterminé.

Avant fixation les larves peuvent ne pas présenter de localisation stricte. Elles se rencontrent dans la cavité thoraco-abdominale (cas des larves I des *Acemyiina*). En revanche, les larves I de l'*Ormiini Plesiocœstrus leonidei* demeurent pendant presque toute leur vie endoparasitaire à l'intérieur des muscles de l'hôte (voir Chap. IV) et celles de Némestrinidés séjournent un temps à l'intérieur des lumières trachéennes (voir Chap. V). Ces localisations attestent, sans doute, chez ces larves une physiologie spéciale.

A un moment de leur existence, propre à chaque espèce, les larves de Tachinidés et de Némestrinidés ouvrent, à travers le tégument ou une trachée de l'hôte, un pore respiratoire et elles y placent leurs stigmates postérieurs au contact de l'air. A partir de là s'édifie un siphon respiratoire qui enchasse la région postérieure de la larve, la maintient fixée et par suite localisée. J'étudierai plus loin (voir *infra*) l'origine et les caractéristiques — y compris la localisation — de ces siphons.

L'ouverture des pores peut s'effectuer selon deux modes. Chez les *Acemyiina*, elle a lieu d'après celui décrit chez divers Tachinidés par Pantel (1910 : 112), Dupuis (1963 : 329), Mellini (1964 : 51) et que j'ai observé chez *Ceracia mucronifera* (voir Chap. III). La larve II, par un mouvement de recul, tasse, déprime les tissus environnant une trachée et forme une dépression qu'elle approfondit jusqu'à perforation de la trachée. Le mécanisme d'ouverture du pore respiratoire des Némestrinidés (voir Chap. V) rappelle l'autre mode, reconnu ou supposé chez certains Tachinidés par Tothill (1922 : 41), Roubaud (1924 : 220), Müller (1956 : 38) et Mellini (1964 : 51). La larve I, qui se trouve dans la cavité générale de l'hôte, s'introduit dans une lumière trachéenne. Après y avoir séjourné quelques temps, elle remonte jusqu'à la chambre sous-stigmatique dont elle perce la paroi et fait saillie sous le tégument. Dans cette position, elle découpe avec ses pièces buccales dans le tégument un orifice qui va constituer le pore respiratoire. Il est probable que, lorsque le pore est trachéen (voir Chap. V), les larves I, après s'être introduites dans la trachée, percent seulement sa paroi pour faire saillie dans l'hémocœle.

2. Nutrition.

Le régime alimentaire des larves varie selon l'espèce et l'âge. Il est difficile à déterminer exactement. On ne peut se baser que sur la nature des organes de l'hôte lésés, du contenu du tube digestif du parasite et des déjections.

Chez les *Acemyiina*, *Ormiini*, Némestrinidés et Sarcophagidés, les jeunes stades sont plasmophages ou plasmo-stéatophages mais la vie endoparasitaire s'achève toujours par une phase de sarcophagie. Celle-ci ne se manifeste, en général, qu'au début de la vie du dernier stade larvaire. Les larves I de *Plesiocœstrus leonidei* feraient exception en se nourrissant peut-être, au moins partiellement, aux dépens des muscles. Avec ces parasites, la destruction des organes est notable. Presque tous les tissus peuvent être détruits (voir *infra*). Le tube digestif des larves s'emplit d'éléments excrémentiels. Ceux-ci, chez les Sarcophagidés, sont éliminés hors de l'hôte après la sortie des larves. En revanche, les larves de *Plesiocœstrus leonidei* rejettent de volumineux cordons de déjection dans l'hôte (voir Chap. IV). Chez les *Acemyiina*, les déjections sont rejetées tout au long de la vie de la larve II et de la larve III et s'accumulent sur le pourtour du siphon sous forme de boulettes jaune-orangé (voir Chap. III).

Les Anthomyiidés acridiophages paraissent se nourrir d'hémolymphe et exceptionnellement du corps gras. A aucun stade de la vie d'*Acyglossa pollinosa* on ne trouve trace de sarcophagie (cf. Chap. II). Aucune sarcophagie n'a été signalée chez *Acridomyia sacharovi* (cf. Rukavishnikov 1930, Arnoux & Remaudière 1946, Roehrich 1951 : 489), ni chez *A. canadensis* (cf. Smith 1958). Il peut paraître surprenant de constater cette absence chez des Diptères Anthomyiidés. Cependant Dupuis (1963 : 282-283) a constaté que le degré de sarcophagie des Tachinidés cimicophages était variable selon les individus d'une même espèce. Il estime que la sarcophagie suppléerait une insuffisance éventuelle de l'hémolymphe de l'hôte. Il se pourrait que les hôtes d'Anthomyiidés infestés en pleine activité puissent apporter

Source : MNHN, Paris

à leurs parasites une nourriture suffisamment abondante pour que la phase de sarcophagie devienne inutile. Chez les acridiophages, le degré de sarcophagie apparaît souvent lié à la taille de l'hôte. Ainsi une larve de *Ceracia mucronifera* se développant chez un hôte larvaire de petite taille le réduit à son exosquelette alors qu'une dizaine de larves de ce Tachinidé, se développant dans un hôte adulte de même espèce, provoquent peu de lésions. Il paraît toutefois difficile d'admettre qu'une *Locusta migratoria* hébergeant 150 larves III d'*Acridomyia sacharovi* (cf. RUKAVISHNIKOV 1930 : 257) puisse arriver à les nourrir normalement. Si la sarcophagie — ou l'absence de sarcophagie — des Anthomyiidés acridiophages s'avérait *facultative*, on ne pourrait prétendre à lui attribuer une signification phylogenétique. Cette dernière serait d'autant plus difficile à supputer que chez les Anthomyiidés on ne sait si le régime primitif est la saprophagie (HENNIG 1952 : 369) ou la sarcophagie.

3. Croissance et mues.

Les larves à leurs différenta âges subissent une croissance importante.

La croissance linéaire absolue est notable aux stades II et III (et IV chez les Némestrinidés) durant lesquels se produit une accumulation de réserves alimentaires aous forme de lohules de corps gras.

Les larves I d'*Acemyiina*, d'Anthomyiidés, d'*Ormiini*, de Sarcophagidés subissent un accroissement marqué. Cela suffit à montrer qu'elles ont une vie végétative endoparasitaire active et ne peuvent être considérées comme de simples stades transitoires strictement adaptés à la pénétration. Les larves I de Némestrinidés font exception et accomplissent leur mue sans avoir subi une croissance appréciable. Leur vie paraît destinée à asaurer la découverte de l'hôte, la pénétration et l'édification du pore respiratoire, c'est-à-dire adaptée aux fonctions d'infestation. Les planidia d'*Ormiini*, auxquels il incombe pourtant les mêmes tâches, aubissent, eux, une croissance très marquée. La signification physiologique du stade I apparaît donc différente selon les espèces considérées.

La vitesse de croissance — dont on ne peut apprécier que la moyenne — dépend de la durée de vie du stade et des caractéristiques spécifiques. Ainsi la vitesse de croissance linéaire des larves II de Sarcophagidés, de durée généralement éphémère, est relativement plus marquée que celle du atade III des Némestrinidés dont la vie est longue.

Les seules informations relatives aux processus de la mue sont celles que j'ai pu réunir dans les chapitres précédents. Elles découlent de l'ohservation directe des larves présentant superposés des éléments morphologiques des deux stades. Avant la mue on assiste à la différenciation progressive des stigmates, ensuite des pièces buccales. Chez celles-ci, la sclérification, qui se produit de l'avant vers l'arrière, s'accomplit plus rapidement que celle des stigmates; débutant après, elle peut s'achever avant (voir Chap. III). L'exuviation s'effectue en deux temps. Les stigmates postérieurs sont éliminés les premiers, la quasi-totalité du tégument accompagné des pièces buccales est rejeté ensuite.

Les phénomènes morphologiques de la mue des Diptères acridiophages Cyclorrhaphes et Orthorrhaphes sont donc étroitement similaires à ceux observés chez les *Phasiinae* (cf. DUPUIS 1963 : 276) et d'autres Diptères (KEILIN 1915 : 37 et 83-84, 1944 : 5-7). En revanche, chez les acridiophages et contrairement aux *Phasiinae* (cf. DUPUIS 1963 : 279-280) la mue intervient indépendamment du stade de l'hôte. Enfin il convient de remarquer que les stades morphologiques ne correspondent pas aux stades physiologiques de la larve; la mue n'entraîne pas forcément de changementa de physiologie et les modifications de celle-ci ne sont pas obligatoirement concomitantes des mues.

4. Durée des stades et de la vie larvaire totale.

La longévité de chaque stade larvaire est en général mal connue car elle n'a pu être établie avec exactitude que dans les cas de propagation en nombre du parasite *in vitro*.

Le atade I, si l'on ne prend en considération que sa phase endoparasitaire, a nne durée très variable selon les Diptères considérés. Chez les *Acemyiina*, c'est le atade dont la durée est la plus longue du cycle larvaire [6 à 12 jours chez *Ceracia mucronifera*, où le cycle larvaire varie de 12 à 25 jours (voir Chap. III)]. Chez les Némestrinidés, la phase endoparasitaire du stade I, si l'on exclut le séjour dans les trachées où il n'y a pas de rapport parasitaire vrai, est éphémère [2 à 3 jours chez *Symmictus costatus* (voir Chap. V)].

Source . MNHN, Paris

La durée du stade II est généralement brève (*Acemyiina*, Sarcophagidés, Némestrinidés, Anthomyiidés). Celle du stade III des Némestrinidés est longue. La longévité du dernier stade larvaire est moyenne chez tous les Diptères acridiophages.

Les données relatives à la durée globale du développement endoparasitaire sont plus nombreuses. Le développement larvaire est long chez les espèces univoltines : 30 à 40 jours chez *Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II) et chez les Némestrinidés (voir Chap. V). Il est bref chez les espèces plurivoltines : 10 à 25 jours chez *C. mucronifera* (voir Chap. III), 17 à 36 jours chez *Phorocerosoma forte* (cf. IWATA & NAGATOMI 1954 : 30), 11 à 14 jours chez *Acridomyia sacharovi* (voir Chap. II), 4 à 10 jours chez la plupart des Sarcophagidés (5 à 6 jours chez *Gesneriodes filipjevi*, 7 chez *Bloesoxipha grylloctona*, 5 à 10 chez *G. lineata* [cf. OLSOUFIEV 1929], 5 chez *Servaisia arteagai* [cf. SALAVIN 1958 : 304], 4 à 6 chez *B. ungulata* [cf. J. LÉONIDE 1965 : 5202], etc.).

On trouve dans la littérature des allusions à l'existence d'un non synchronisme du développement des larves cohabitant. Les causes de ce phénomène sont multiples et, outre l'existence d'infestations successives, on a pu invoquer la concurrence vitale (PANTEL 1910). D'autres facteurs peuvent intervenir: durée variable du séjour, dans les trachées, des larves I de Némestrinidés (voir Chap. V), échelonnement du développement embryonnaire d'*Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II).

5. Parasitisme grégaire ou solitaire [1].

Les Orthoptères parasités, récoltés dans la nature, hébergent souvent plusieurs larves de la même espèce.

Il est fréquent de trouver 2 ou 3 larves de Sarcophagidés, parfois davantage, dans un hôte. Celles d'Anthomyiidés cohabitent en nombre (une dizaine, en moyenne, chez *Acyglossa pollinosa*, une trentaine chez *Acridomyia sacharovi*, avec des maxima de 185 larves !). Chez les *Acemyiina*, le nombre de larves hébergées est variable : on en compte parfois une seule, d'autres fois 2 ou 3 chez *Acemyia acuticornis*, mais on en a dénombré de 1 à 24 chez *Ceracia nomadacridis*, et de 1 à 82 chez *C. mucronifera*. Chez les Némestrinidés et les *Ormiini*, malgré le mode d'infestation par planidia, il n'est pas rare de rencontrer plusieurs parasites par hôtes. Le *Gynandromyiini Phorocerosoma forte* se présente comme un parasite solitaire, chaque hôte hébergeant une seule larve, rarement 2 (IWATA & NAGATOMI 1954 : 30).

Les causes du grégarisme sont difficiles à établir dans la nature. Mais les observations qui ont pu y être recueillies, jointes à celles établies *in vitro*, permettent de s'en faire une idée, à l'exception des *Ormiini* dont on ignore le mode d'infestation.

Chez les Némestrinidés, l'existence des foyers parasitogènes assurant la concentration massive des planidia en diverses régions limitées apparaît responsable des infestations multiples. Chez les Sarcophagidés, les femelles gravides déposent selon les espèces de 1 à 2 ou 3 larves, parfois davantage, par attaque et celle-ci est fréquemment réitérée. Chez les Anthomyiidés, le grégarisme larvaire a pour origine le comportement de ponte de la femelle qui introduit dans l'hôte plusieurs œufs à la fois. Chez les *Acemyiina* et les *Ceracia* en particulier, c'est encore la femelle qui, en déposant une série d'œufs à la fois, assure le grégarisme larvaire.

L'origine du grégarisme apparaît donc de près (*Acemyiina*, Anthomyiidés, Sarcophagidés) ou de loin (Némestrinidés) comme liée au comportement maternel d'infestation ou de ponte.

La survie des larves dans les hôtes dépend des caractéristiques spécifiques du parasite. De ce point de vue, les Diptères acridiophages se classent en 3 catégories :

1° Les Némestrinidés chez lesquels l'intolérance est notable et l'élimination des larves surnuméraires totale, une seule larve arrivant au terme du développement. Le parasitisme y est donc solitaire.

2° Les Anthomyiidés chez lesquels la tolérance est très large et l'élimination des larves nulle. La grégarisme y est de règle.

1. Les exemples de parasitisme hétérospécifique simultané ne sont jamais fréquents chez les Diptères acridiophages. On en a signalé quelques cas : Anthomyiidés, Sarcophagidés (voir Chap. II); Némestrinidés, Sarcophagidés ou Tachinidés (voir Chap. V). Peu d'informations ont été recueillies quant aux conditions de survie de ces coparasites et elles sont contradictoires (voir Chap. II et III).

Source . MNHN, Paris

3° Les Sarcophagidés et les Tachinidés chez qui la tolérance est variable et l'importance du nombre de larves éliminées fluctuante. 1 à 2 pupes d'*Acemyia acuticornis* peuvent se former à partir d'un hôte. J'en ai obtenu jusqu'à 41 de *Ceracia mucronifera* et 6 de *Plesioœstrus leonidei*.

Les mécanismes d'élimination des larves en surnombre sont mal connus. L'hypothèse d'une concurrence a été invoquée mais non toujours démontrée. Certaines larves mortes présentent des blessures, ce qui montre que l'élimination directe par traumatismes existe.

La survie des larves dépend aussi de la taille de l'hôte. L'élimination des larves de *C. mucronifera* est proportionnellement plus importante chez l'hôte larvaire de petite taille que chez l'hôte adulte plus grand.

Le grégarisme larvaire intraspécifique apparaît comme une tendance fréquente des parasites d'Orthoptères qui se manifeste chez les *Acemyiina*, les *Ormiini*, les Sarcophagidés et les Anthomyiidés. Seuls les Némestrinidés, et peut-être les *Gynandromyiini*, montrent des mœurs solitaires. Cette tendance n'est pas propre à tous les Diptères parasites d'Insectes (Clausen 1940 : 446). Chez nombre d'entre eux, à l'instar des Némestrinidés, la majorité ou la totalité des larves surnuméraires sont détruites.

6. Caractères de la vie endoparasitaire.

Dans ses grandes lignes, la vie endoparasitaire des Diptères acridiophages apparaît plus homogène que ne l'est la vie larvaire préparasitaire. Il faut voir dans cette homogénéité — relative — l'absence de l'influence du comportement maternel qui, au contraire, marque profondément la phase précédente. Toutefois, des différences importantes existent dans les modalités de la vie endoparasitaire des Diptères acridiophages et elles permettent d'opposer d'une manière nette Némestrinidés et Tachinidés d'une part aux Sarcophagidés et Anthomyiidés d'autre part. Chez les Diptères du premier groupe, une localisation particulière, parfois précoce (stade I), l'édification d'un pore et d'un siphon respiratoire révèlent l'existence de besoins physiologiques déterminés, d'exigences complexes et précises qui contrastent singulièrement avec la simplicité de la vie endoparasitaire des larves de Sarcophagidés et d'Anthomyiidés. Ces derniers, notamment par l'absence de localisation, de siphonogenèse, font davantage songer à des saprophages « se développant dans un milieu vivant » (dans lequel ils ont d'ailleurs été introduits) qu'à de véritables parasites.

III. PHASE POST-PARASITAIRE OU MÉTAXÉNIQUE

La phase post-parasitaire débute à la sortie de la larve hors de l'hôte. En fait, Pantel (1912 : 115) considère que la phase parasitaire cesse dès que commence la phase de sarcophagie : « Trés ordinairement il (le régime endoparasitaire) se complique d'une période finale de sarcophagie violente durant laquelle l'hôte est rongé tout vivant, mais cette phase n'appartient plus au parasitisme proprement dit, les ravages du parasite étant simplement devenus ceux d'une espèce carnassière dévorant une proie ». Ce point de vue a été repris par Herting (1960 : 19) et Dupuis (1963 : 268-269). Bien que je le partage entièrement, j'ai considéré la sarcophagie dans la vie endoxénique car il est pratiquement difficile de situer dans le temps ce changement physiologique des larves mûres. Dans l'impossibilité d'établir des coupures nettes dans la vie du parasite, je traiterai ici l'abandon de l'hôte, la vie larvaire libre, la vie nymphale. J'envisagerai également la destinée de l'hôte après la sortie des larves, bien que ceci constitue la conséquence des actions du parasite sur l'hôte.

1. Abandon de l'hôte.

Alors que la pénétration dans l'hôte a'est effectuée de manières fort diverses, toutes les larves de Diptères acridiophages sortent en perforant la paroi du corps de l'hôte à une époque comparable, c'est-à-dire à la fin de leur vie lorsqu'elles ont atteint le terme de leur développement. Chez les espèces fixées, l'abandon du tube respiratoire a lieu de quelques instants à quelques heures avant la sortie. C'est, chez les Tachinidés, le cas le plus fréquent mais non général, certaines espèces abandonnant leur siphon tout de suite après la deuxième mue et avant d'avoir atteint leur complète maturité (Mellini 1964 : 52-53).

L'orifice est pratiqué à l'aide des crochets huccaux dont le rôle a été signalé par Rukavishnikov (1930 : 257). Dès qu'une déchirure est faite, la larve y introduit la région anté-

Source : MNHN, Paris

rieure étirée de son corps qu'elle gonfle ensuite. Sous la pression, l'orifice s'élargit et la larve accomplissant des mouvements de constriction s'échappe en quelques instants. Ce mécanisme est le même chez tous les Diptères acridiophages. Sa durée a rarement été indiquée. PRESCOTT (1955 : 400) parle de 30 minutes à 1 heure chez *Neorhynchocephalus sackenii*, ARNOUX & REMAUDIÈRE (1946 : 57) indiquent qu'*Acridomyia sacharovi* met 30 secondes pour se libérer.

Le lieu de sortie est presque toujours une membrane articulaire mince. Sa situation varie selon les espèces, parfois pour la même espèce.

Les larves de Sarcophagidés sortent le plus fréquemment à travers la partie médio-dorsale de la membrane collaire (*Gesneriodes filipjevi* — cf. OLSOUFIEV 1929 —; *G. lineata* — cf. BARANOV 1925 —; *Acandotheca neuquenensis, Sarcophaga caridei, S. crouzeli, Servaisia arteagai* — cf. CROUZEL & SALAVIN 1961 : 650-651 —; *Blaesoxipha laticornis* — cf. LÉONIDE 1961 *c* : 150; etc.). Quelques espèces le font en d'autres points : *Blaesoxiphella brevicornis* à travers les membranes intersegmentaires de l'abdomen (ZAKHVATKIN 1954 : 247), *Sarcophaga aleuaphaga* (cf. CROUZEL & SALAVIN 1961 : 662) et *Blaesoxipha anceps* (cf. CHAPMAN 1961 : 67) par le tympan. Les espèces qui émergent par la membrane collaire se montrent capables, de temps à autre, de quitter l'hôte en des points différents, en particulier par les membranes péri-anales et métacoxales (*G. lineata* — cf. BARANOV 1925 : 136 —, *A. neuquenensis* — cf. CROUZEL & SALAVIN 1961 : 661 —, etc).

Parmi les Anthomyiidés, *Acyglossa pollinosa* emprunte uniquement la partie dorsale de la membrane collaire (voir Chap. II) alors qu'*Acridomyia sacharovi* perfore les membranes abdominales (ROEHRICH 1951 : 489).

La plupart des Némestrinidés abandonnent l'hôte à travers la membrane articulaire métacoxale et les membranes abdominales avoisinantes (voir Chap. V). Cependant la membrane collaire peut être utilisée (SPENCER 1958 : 508). *Neorhynchocephalus sulphureus* s'échappe en arrière du pronotum (CROUZEL & SALAVIN 1943 : 23).

Les larves d'*Ormiini* et de *Gynandromyiini* quittent l'hôte à travers les membranes intersegmentaires de l'abdomen. Chez les *Acemyiina*, les lieux de sortie sont les membranes intersegmentaires de l'abdomen (*Acemyia acuticornis* — cf. CALLOT 1936 : 197, ZAKHVATKIN 1954 : 259 —; *Myiothyria benoisti* — voir Chap. III). Chez *Ceracia mucronifera*, outre cet emplacement, lorsqu'il y a de nombreuses larves, toutes les membranes minces peuvent être utilisées (membranes articulaires des pattes et même membrane collaire mais uniquement dans ses régions ventrale et latérales — voir Chap. III).

Les larves qui vivent sans fixation pourraient *a priori* s'enfuir par n'importe quelle membrane mince mais le font souvent en un lieu déterminé : les Sarcophagidés, par exemple, par la membrane collaire. Lorsqu'il y a plusieurs larves, elles peuvent emprunter le même orifice (*Acridomyia sacharovi* — cf. ARNOUX & REMAUDIÈRE 1946 : 57 —, *Acyglossa pollinosa* — voir Chap. II) et les sorties s'échelonnent sur plus d'une heure à plus d'un jour. Certaines larves fixées (*C. mucronifera, Plesioœstrus leonidei, Euphasiopteryx brevicornis*) percent le tégument à proximité de leur point de fixation; les lieux de sortie sont alors, chez un hôte, aussi nombreux et divers que le sont les points d'insertion des siphons. D'autres [*Phorocerosoma forte* (cf. IWATA & NAGATOMI 1954 : 32)] quittent leur siphon quelques instants avant l'abandon de l'hôte et passent par une courte phase de vie libre; le point d'émergence est alors sans rapport avec celui de fixation.

Les heures de sortie n'ont pas fait l'objet de commentaires particuliers. Les larves de *Symmictus costatus* quittent leur hôte, en général, la nuit ou tôt le matin (voir Chap. V) alors que celles de *Ceracia mucronifera* le font presqu'aussi bien à toute heure du jour que de la nuit (voir Chap. III).

2. Phase larvaire libre.

On trouve peu de renseignements concernant la phase larvaire post-parasitaire, généralement brève.

Les larves, venant de sortir de l'hôte, se laissent glisser le long du corps (observation personnelle) jusque sur le sol. D'après ARNOUX & REMAUDIÈRE (1946 : 57) les larves d'*Acridomyia sacharovi* longent la gouttière formée par les deux élytres repliés de l'hôte.

Les larves présentent un phototropisme négatif et un géotropisme positif (*Sarcophaga caridei* — cf. CROUZEL & SALAVIN 1961 : 659 —, *Ceracia dentata* — cf. ST-AMAND & CLOYD 1954 : 85 —, *Ceracia mucronifera* — voir Chap. III —, *A. sacharovi* — cf. ARNOUX & REMAUDIÈRE 1946 : 57) et la plupart des auteurs ont indiqué qu'elles s'enterrent

Source : MNHN, Paris

Mais on ne trouve mention de la profondeur que dans le cas de quelques Sarcophagidés [2 à 3 cm pour *Sarcophaga caridei* — cf. CROUZEL & SALAVIN 1961: 659 —, 2 à 6 pouces (*i. e.* 5 à 15 cm) pour *Kellymyia kellyi* — cf. KELLY 1914 : 436 —], de l'Anthomyiidé *Acridomyia sachorovi* [cf. RUKAVISHNIKOV 1930 et ARNOUX & REMAUDIÈRE (1946 : 57) : 2 à 5 cm] et du Némestrinidé : *Neorhynchocephalus sulphureus* qui descend jusqu'à 15 cm (CROUZEL & SALAVIN 1943 : 23). Les larves d'*Acemyiina* (*C. mucronifera*—voir Chap III —, *Acemyia acuticornis* — cf. CALLOT 1935 : 197, ZAKHVATKIN 1954 : 259) ne cherchent pas ou peu à s'enfouir, s'abritent tout au plus sous des détritus et s'empupent au niveau du sol.

Les larves mûres de certains Diptères acridiophages (Némestrinidés, générations hivernantes de Sarcophagidés) demeurent plusieurs mois à l'état de vie latente ou en diapause, jusqu'à ce qu'intervienne le nymphose (voir § Phénologie). Chez d'autres espèces, la nymphose survient sans délai après l'abandon de l'hôte (*Acemyiina* — cf. SMITH 1958 : 245 et 247, et voir Chap. III — générations estivales de Sarcophagidés) et la vie larvaire libre est éphémère : quelques minutes à quelques heures chez *C. mucronifera*, 2 à 3 jours chez *Sarcophaga falciformis* (cf. MIDDELKAUFF 1959 : 727). Il semble que la durée de cette phase dépende en partie de la rapidité avec laquelle la larve rencontre des conditions favorables à la pupaison. Les larves de *C. mucronifera*, déposées sur une assiette, peuvent tourner en rond pendant des heures avant de se nymphoser. La nature du sol, sa compacité, son humidité interviennent dans la célérité de l'enfouissement et de l'apparition de la nymphose. La larve IV de *Trichapsidea clausa* (cf. YORK & PRESCOTT 1952 : 8) ne s'enfouit que si le sol est compact et humide. Celle de *Neorhynchocephalus sulphureus* remonte en surface lorsque le sol est trop humide (CROUZEL & SALAVIN 1943 : 23). Les larves III de Sarcophagidés placées dans un sol détrempé n'y demeurent pas (observations personnelles). CROUZEL & SALAVIN (1961 : 659) ont fait la même remarque chez *Sarcophaga caridei*.

3. Nymphose.

La nymphose, dans les conditions normales, se produit toujours hors de l'hôte. La nymphe est enfermée dans un puparium chez les acridiophages Cyclorrhaphes ; chez les Némestrinidés (Orthorrhaphes), elle est libre, mobile et remonte en surface quelques jours avant l'éclosion (voir Chap. v).

La durée de la vie nymphale, connue chez la plupart des Diptères, est variable d'une espèce à l'autre et selon les conditions de température. Elle est relativement brève chez les individus ne présentant pas de diapause à ce stade : 1 à 4 semaines chez les Sarcophagidés [17 à 26 jours chez *Gesneriodes lineata* (cf. ROEHRICH 1951 : 485), 9 à 11 jours chez *Tephromyiella atlanis* (cf. HOWITT 1951 : 21), 7 jours chez *Servaisia arteagai* (cf. SALAVIN 1958 :304), 8 à 38 jours chez *Sarcophaga caridei* (cf. CROUZEL & SALAVIN 1961 : 659), 9 à 11 jours chez *Blaesoxipha ungulata* (cf. J. LÉONIDE 1965 : 5202)] ; 1 à 3 semaines chez les *Acemyiina* [8 à 13 jours chez *Ceracia dentata*, 9 à 17 jours chez *Euacemyia tibialis*, 9 à 20 jours chez *Hemithrixion oestriforme* (cf. SMITH 1958 : 244-8)] ; j'ai observé des valeurs similaires chez *Ceracia mucronifera, Myiothyria benoisti, Acemyia acuticornis* (voir Chap. III) ; 22 à 26 jours chez les générations estivales d'*Acridomyia sacharovi* (voir Chap. II) ; 10 à 30 jours chez les Némestrinidés (voir Chap. v).

La période nymphale est longue chez les espèces en diapause à ce stade (Anthomyiidés univoltins — voir § Phénologie).

4. Destinée de l'hôte après la sortie du parasite.

La destinée de l'hôte après la sortie du parasite a donné lieu à de multiples commentaires, parfois contradictoires.

La découverte dans la nature d'un hôte vivant montrant un orifice de sortie cicatrisé et contenant dans sa cavité générale des exuvies suffit à prouver l'existence d'une survie mais ne permet de préciser ni sa durée ni l'importance de la fraction de la population qui a survécu.

On peut se faire une opinion valable de l'influence du parasite, et en particulier des traumatismes occasionnés lors de sa sortie, sur la longévité de l'hôte par une étude portant sur de nombreux individus et réalisée à la fois sur le terrain et *in vitro*. De telles études sont rares. En dehors de celles que j'ai entreprises chez *Ceracia mucronifera, Symmictus costatus* et *Acyglossa pollinosa*, je ne connais que celles de RUKAVISHNIKOV (1930) sur *Gesneriodes lineata* et de PRESCOTT (1960) sur *Neorhynchocephalus sackenii*.

Source : MNHN, Paris

L'action des Anthomyiidés paraît variable selon les espèces. Pour Rukavishnikov (1930 : 258), « *Locusts infested by larvae of* Acridomyia sacharovi, *with rare exceptions of single individuals, perish as a rule after the larvae have escaped* ». D'après Arnoux & Remaudière (1946 : 58), Remaudière (1947 : 118), Roehrich (1951 : 489), la sortie d'*A. sacharovi* entraîne une forte mortalité parmi les hôtes. Smith (1958 : 251) écrit au sujet d'*A. canodensis* : « *In spite of the smallness of the larvae of this parasite the evidence from the dissection is that few hosts survive the presence of more than two or tree larvae* », et plus récemment (1960 : 6) : « *the small maggots feed on the insides but do not kill the grasshopper unless many are present* ». Les expériences que j'ai réalisées sur la survie des *Barbitistes fischeri* infestés par *Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II) ont révélé que seulement 10 à 20 % de la population survit à la sortie des parasites.

Parmi les Sarcophagidés, la sortie des parasites a été indiquée comme responsable de la mort de l'hôte chez *Gesneriodes filipjevi* (cf. Olsoufiev 1929), *Blaesoxiphella brevicornis* (cf. Zakhvatkin 1954 : 247), *Servaisia arteagai* (cf. Salavin 1958 : 303), *Acandotheca neuquenensis* (cf. Crouzel & Salavin 1961 : 661), *Sarcophaga falciformis* (cf. Middlekauff 1959 : 727). Inversement, Crouzel & Salavin (1961 : 664) notent que la sortie de *Sarcophaga crouzeli* ne provoque pas la mort de l'hôte qui demeure affaibli. L'opinion des auteurs est parfois nuancée. D'après Chapman (1961 : 67), *Blaesoxipha anceps* cause souvent la mort de l'hôte. Howitt (1951 : 31) laisse entendre qu'un certain nombre d'hôtes survivent à la sortie de *Tephromyiella atlanis*. Wood (1933 : 530) précise que 19 % des hôtes infestés par *Gesneriodes lineata* survivent et Rukavishnikov (1930 : 258-9) a établi, dans des conditions expérimentales, que le taux de survie était fonction du nombre de larves hébergées. J'ai trouvé des hôtes, infestés par des *Blaesoxipha*, ayant survécu à leur sortie (Léonide 1961 *c* : 150).

Les *Acemyiina* ont fait l'objet de quelques remarques. Zakhvatkin (1954 : 259) n'a jamais observé un hôte infesté par *Acemyia acuticornis* qui ait survécu à la sortie des larves. Callot (1935 : 196-7) avait émis l'opinion contraire et j'ai également (voir Chap. III) reconnu l'existence d'une survie des hôtes infestés par ce parasite. Inversement, l'étude sur le terrain et au laboratoire m'a montré qu'aucun hôte ne survivait plus de 5 jours à la sortie de *Ceracia mucronifera* (voir Chap. III).

Chez les *Ormiini*, les renseignements dont on dispose sont fragmentaires. La sortie d'*Euphasiopteryx brevicornis* entraîne la mort de l'hôte dans les 2 ou 3 heures qui suivent (Nutting 1953 : 76). Je n'ai pas observé de cas de survie à la sortie des *Plesioœstrus leonidei* (voir Chap. IV).

Le *Gynandromyiini Phorocerosoma forte* ne tue pas son hôte [Uchida & Ehara (1953 : 173)]. Cette constatation est partiellement confirmée par Iwata & Nagatomi (1954 : 33) : un certain nombre d'hôtes, des femelles en particulier, survivent de 1 à 49 jours à la sortie des larves surtout dans la nature (où l'on trouve des hôtes renfermant des exuvies) ; en captivité la mortalité est plus élevée.

L'action des Némestrinidés sur la vie de leur hôte a donné lieu à observations. Crouzel & Salavin (1943 : 22) notaient que la mort suivait la sortie des larves de *Neorhynchocepholus sulphureus*. D'après York & Prescott (1952 : 8), l'hôte survit un temps à la sortie des larves de *Trichopsidea clausa*. Prescott (1960 : 518-9) a étudié par contamination artificielle l'effet de *Neorhynchocephalus sackenii* sur la longévité de l'hôte et a noté que 75 % des hôtes mouraient pendant la période de sortie des larves. J'ai également observé (Léonide 1963 *a* : 19), après Potgieter (1929 : 32) et Greathead (1958 : 118), le petit nombre d'hôtes survivant à la sortie des larves de *Symmictus costatus*.

Les taux de survie, fragmentairement connus et variables selon l'espèce parasite, demeurent moyennement faibles avec certains Anthomyiidés et Sarcophagidés ; la mortalité des hôtes devient importante avec les *Acemyiina*, les *Ormiini* et les Némestrinidés.

Divers facteurs mal connus conditionnent la durée de survie.

Le volume de l'hôte, comparé à celui des parasites l'ayant infesté, joue un rôle notable. Pour un parasite déterminé, plus le volume de l'hôte est petit, plus la mort intervient rapidement après la sortie des larves (exemple : *Ceracia mucronifera* dans son hôte aux différents stades — voir Chap. III).

Le rôle des caillots formés par l'hôte n'a été constaté qu'empiriquement. J'ai observé que les hôtes présentant une forte mortalité aprés la sortie d'un parasite ne montrent pas d'obstruction de l'orifice de sortie (*Anacridium aegyptium* 5 jours après la sortie n'est pas « cicatrisé »), alors que chez *Barbitistes fischeri*, qui résiste plusieurs jours aux sorties répétées

Source : MNHN, Paris

de larves d'*Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II), la fermeture de la membrane collaire intervient en quelques heures.

L'existence chez le parasite d'une phase de sarcophagie entraîne une mort rapide de l'hôte. L'hôte larvaire de *C. mucronifera* souvent réduit à son exosquelette meurt parfois avant même que le parasite l'ait abandonné.

Le nombre de larves hébergées joue un rôle non négligeable comme l'a démontré Rukavishnikov (1930 : 258-9).

Les modalités de la sortie des larves peuvent également avoir une influence sur la survie. L'habitude que présentent certaines larves grégaires (exemple : *Ceracia mucronifera*) de percer un orifice de sortie à proximité de leur tube respiratoire, en déterminant la multiplicité des orifices pratiqués et des hémorragies consécutives, contribue à entraîner une mort rapide de leur hôte.

Les perturbations physiologiques, causes de la mort des hôtes, ne sont pas connues bien que l'on soit tenté d'attribuer aux hémorragies la principale responsabilité.

C. INTERACTIONS DANS LE COUPLE HÔTE/PARASITE

Les interactions qui se produisent au sein du couple hôte/parasite sont complexes et intéressent bien des aspects de la physiologie des Insectes : métabolisme, hématologie et peut-être même endocrinologie et immunologie.

Ces actions peuvent se grouper en deux catégories que nous étudierons successivement :

— les réactions de défense de l'hôte à la présence d'un parasite, parmi lesquelles il convient de placer la siphonogenèse;

— les actions exercées sur l'hôte par le parasite.

1. RÉACTIONS DE DÉFENSE DE L'HÔTE

Comme l'a rappelé Dupuis (1963 : 314), les réactions de défense des Insectes vis-à-vis de leurs larves parasites sont — à l'exclusion de la siphonogenèse — intrinsèquement faibles car les cas de parasitisme venus jusqu'à nous sont — selon Cuénot — précisément ceux qui n'entraînent que peu de réactions de défense de la part des hôtes. Par suite, les réactions de défense ne peuvent être nettement mises en évidence que par contamination artificielle systématique d'hôtes par des parasites inhabituels — larves implantées dans le corps de l'hôte (Salt 1955), œufs ou larves, obtenus à partir de femelles gravides, placés sur le corps (Biliotti 1958 *a* : 1241, Dupuis 1963 : 403).

Les réactions de défense des Insectes à la présence d'un parasite se manifestent de la manière la plus visible — hormis les transformations locales induites par l'installation des larves à l'intérieur d'un organe — par des phénomènes d'enespsulements hémocytaires et mélaniques et de momifications (Pantel 1910, Keilin 1915, Schneider 1950, Salt 1957, 1963, Biliotti 1958 *a*, Biliotti & Vago 1961, Albertoni 1962, Dupuis 1963, 1965, 1966, Bosch 1964, Lange 1964, Lange & Bronskill 1964, Adam 1965, Salt & Bosch 1967, etc.).[1]

On a longtemps considéré que l'enespsulement (pour de nombreux auteurs « phagocytose ») n'affectait que des larves mortes ou mourantes (Pantel 1898, 1910; Thompson 1915 *b* : 68, 1930 : 565). On sait maintenant, à la suite des observations de divers auteurs (Strickland 1930 : 95, Biliotti 1958 *a* : 1241, etc.), confirmées par des études expérimentales (Salt 1963 : 605), que ces réactions apparaissent du vivant des larves ayant pénétré chez certains hôtes inhabituels. Ces réactions peuvent conduire à la mort du parasite (Salt 1963 : 607, Bosch 1964 : 357-359, etc.).

Parmi les acquisitions récentes, relatives à cette question des réactions de défense actuellement en pleine évolution, on peut retenir l'existence possible de variations dans l'intensité de la réponse de l'hôte en fonction de son état physiologique, de son régime alimentaire (Bosch 1964, Lange 1964, Lange & Bronskill 1964), de son âge (Bosch 1964 : 349-354) ou de facteurs encore inconnus (Albertoni 1962, Bosch 1964 : 359-361).

Dans les couples hôte/parasite normaux, les processus de défense — mise à part la siphogenèse — ne se manifestent essentiellement qu'à la suite de l'affaiblissement ou du décès du

1. Une première étude en microscopie électronique de la formation, par les cellules du sang des Insectes, de capsules autour de corps étrangers inanimés vient d'être réalisée par Grimstone, Rotheram & Salt [*J. Cell. Sci.*, 2, 281-292 (1967) 1968].

Source : MNHN, Paris

parasite. Le surparasitisme en particulier facilite l'apparition de l'encapsulement (Salt 1963 : 616). Dans certains cas cependant, des réactions de défense peuvent se manifester même chez des hôtes naturels (Adam 1965 : 952, Dupuis 1965). Dans des cas extrêmes, ces réactions entraînent la mort de 100 % des larves parasites, dès leur pénétration (Dupuis 1965 : 4493-4). Ces faits « offrent un exemple fort net de différences adaptatives entre les divers stades ontogénétiques et physiologiques d'un parasite protélien » — Dupuis *l. c.* — dont on ne saurait minimiser l'intérêt. Ils montrent que les couples hôte/parasite venus jusqu'à nous ne sont peut-être pas uniquement, comme on l'a cru d'une manière sans doute trop radicale, ceux qui sont les mieux adaptés.

Dans certaines circonstances — lésions infligées à l'hôte par certains parasites (Tachinidés, Némestrinidés) — on assiste à l'édification d'une formation connue sous les noms de siphon ou gaine respiratoire. La siphonogenèse apparaît comme une réaction « équilibrée » (Dupuis 1963 : 332), mise à profit par le parasite pour sa respiration. Je l'étudierai après avoir envisagé les réactions générales de défense.

1. Réactions générales.

Salt (1963) ne signale pas de cas d'encapsulements ou de momifications de Diptères acridiophages. Je n'ai effectivement trouvé presqu'aucune mention explicite de telles réactions dans la bibliographie concernant les Diptères acridiophages (à l'exception de celle de Howitt — 1951 : 33 — qui cite des cas de mélanisation des larves du Sarcophagidé *Tephromyiella atlanis*). En revanche, les capacités réactionnelles des Orthoptères (Salt 1963 : 531-32) ont été mises en évidence à maintes reprises en présence d'autres parasites (Nématodes et Insectes autres que les Diptères).

J'ai pu rassembler quelques informations relatives aux réactions de défense des Orthoptères vis-à-vis des Diptères acridiophages. Mes observations, qui n'ont été ni systématiques ni exhaustives mais établies lors d'autopsies réalisées à des fins toutes autres, ont révélé des cas d'encapsulements hémocytaires et mélaniques, de momifications et d'obstructions intestinales, chez des hôtes naturels infestés spontanément :

— encapsulements hémocytaires et mélaniques de larves I d'*Acemyia sp.* chez *Oedaleus decorus*, *Acrotylus insubricus*, *Sphingonotus coerulens* et *Pyrgomorpha conica;*

— de larves II de *Plesioœstrus leonidei* chez *Ephippiger provincialis;*

— de larves I de *Blaesoxipha sp.* chez *Calliptamus italicus;*

— de larves I de Némestrinidés *sp.* chez *Pholidoptera femorata* et *Ephippiger provincialis.*

Dans ces exemples, le parasite étant solitaire, les réactions constatées ne peuvent être imputées au surparasitisme.

J'ai également noté de nombreux cas d'encapsulements mélaniques, hémocytaires et de momifiestions de parasites dens leurs hôtes habituels (larves I de *Ceracia mucronifera* chez *Anacridium aegyptium*, larves I et II de *Plesioœstrus leonidei* chez *Ephippiger ephippiger*, larves III de *Blaesoxipha ungulata* chez *Barbitistes fischeri*, larves de *Symmictus costatus* aux divers stades chez *Dociostaurus maroccanus* et exceptionnellement d'*Acyglossa pollinosa* chez *B. fischeri*). Mais ici plusieurs larves — deux au moins — cohabitaient dans l'hôte; il est probable que l'affaiblissement consécutif au surparasitisme était à l'origine de l'encapsulement. Chez *C. mucronifera*, il m'a été donné d'observer des débuts d'encapsulements hémocytaires et mélaniques sur des larves vivantes.

L'aspect et la localisation des dépôts ont été variables.

Les agrégats plus ou moins mélanisés apparaissent souvent sous forme de pustules disséminées sur toute la surface du corps (larves de *C. mucronifera* et autres *Acemyiina*, de Némestrinidés, de Sarcophagidés) ou localisées dans sa région antérieure, postérieure ou médio-ventrale. Parfois ils forment un gros bouchon au niveau des pièces buccales, des stigmates postérieurs, de l'anus, d'autres fois ils s'étendent le long de la spinulation annulaire, des simples replis intersegmentaires (larves de *C. mucronifera*, de Sarcophagidés, d'*Acyglossa pollinosa*, etc.).

J'ai vu des capsules hémocytaires complètes enfermant des larves I ou II de *Plesioœstrus leonidei* chez *Ephippiger ephippiger* et *E. provincialis*, et une autour d'une larve d'*Acemyia acuticornis* chez un *Pezotettix giornai* (voir Chap. III).

Source : MNHN, Paris

J'ai également noté la formation d'nn bouchon mélanique à l'intérieur et au milien du tube digestif d'une larve I de *C. mucronifera* ayant pénétré dans un hôte inhabituel (*Euchorthippus pulvinatus*).

Ces divers aspects morphologiques ne se trouvent pas de façon constante chez un hôte donné ou un parasite particulier. Il est difficile, dans les conditions de mes observations où l'âge des réactions était inconnu, de savoir si ces formes correspondent à différents types de capsules ou aux différentes phases du développement de la capsule; SALT (1963 : 563) met en garde contre ce risque de confusion. Il est probable que le type de réaction est le même, et que ces formes correspondent à des stades différents d'évolution. La casoule, d'abord épaisse et hémocytaire, diminue ensuite de taille. La mélanisation apparaît comme une des dernières phases de l'évolution (DUPUIS 1963 : 318, SALT 1963 : 561). Mon opinion est basée sur des faits analogues à ceux ohservés par DUPUIS (*l. c.*) : les agrégats hémocytaires sont transitoires, les dépôts mélaniques qui peuvent se former à l'intérieur des capsules sont définitifs.

Des réactions de momification se trsduisant par l'aplatissement, la réduction de taille et le durcissement des larves se voient ches *Ceracia mucronifera* dans son hôte habituel.

Les résctions de défense des Orthoptères induites par les Diptères acridiophages, malgré l'hétérogénéité systématique de ces derniers, ne diffèrent pas de celles signalées chez les sutres Insectes. La formation de capsules diffuses — plus rarement complètes — d'origine hémocytaire, mélanisées ou non, affecte les larves vivantes ayant pénétré certains hôtes inhabituels ou les larves héhergées par l'hôte normal mais affaiblies, notamment par le surparasitisme. Ces réactions se produisent chez les Orthoptères Caelifères et Ensifères. Chez ces derniers, les capsules hémocytaires, qui paraissent plus volumineuses, ont été induites par des *Acemyiina*, des *Ormiini*, des Sarcophagidés et des Némestrinidés. Les Anthomyiidés ont provoqué très rarement des résctions de défense de la part de leur hôte et encore dans des cas où au grégarisme larvaire propre à *Acyglossa pollinosa* s'ajoutait un coparasitisme avec des Sarcophagidés.

2. Siphonogenèse.

Les siphons (gaines, entonnoirs ou tubes) respiratoires sont des formations individualisées, édifiées par un phénomène réactionnel de l'hôte à la suite d'une lésion locale (ouverture psr le parasite d'un pore respiratoire), connues et étudiées chez les hôtes de Tachinidés (PANTEL 1910, BEARD 1942, HERTING 1960, DUPUIS 1963 : 325-333, MELLINI 1964) et de quelques autres Diptères (Némestrinidés, voir Chap. V; *Rhinophorinae*, cf. THOMPSON 1920 : 1622; et peut-être *Acroceridae*, cf. MILLOT 1938 : 179). Ils se présentent sous la forme de tubes plus ou moins longs et dont l'une des extrémités évasée enchâsse les derniers segments abdominaux et les stigmates postérieurs du parasite et dont l'autre extrémité, rétrécie, s'ouvre à l'air extérieur, soit directement à travers le tégument (gaine cutanée ou tégumentaire) soit à travers la paroi d'une trachée (gaine trachéenne). Selon que le siphon s'édifie au point de pénétration du parasite ou en un lieu distinct, il est qualifié de primaire ou de secondaire. Son rôle est essentiellement respiratoire.

Parmi les Diptères acridiophages, les siphons se rencontrent chez les Tachinidés et les Némestrinidés. Ici, de même que chez d'autres Tschinidés (DUPUIS 1963 : 325), la formation du siphon se révèle — à des stades divers du parasite — comme un phénomène obligatoire, indispensable au développement. Je traiterai des divers aspects de la siphonogenèse en considérant le tube respirstoire des Némestrinidés à l'égal des autres siphons, hien qu'il représente un cas tenu pour particulier; la discussion ci-sprès justifie cette position.

a. *Type.*

Chez les Tachinidés et les Némestrinidés les siphons sont tous — ou presque — de type secondaire; ils s'ouvrent en des points qui ne sont pas ceux de la pénétration des parasites dans l'hôte. Cela a été établi chez les *Acemyiina* (voir Chap. III), le *Gynandromyiini Phorocerosoma forte* (cf. IWATA & NAGATOMI 1954 : 28), l'*Ormiini Plesiocestrus leonidei* (voir Chap. IV) et les Némestrinidés (voir Chap. V). La seule exception signalée est celle du *Glaurocarini Glaurocara flava*; CROSSKEY (1965 : 214) admet — sans le démontrer — que le siphon y est de type primaire.

Les Diptères acridiophages montrent les deux types de siphons secondaires : cutanés et trachéens.

Les gaines cutanées ont été signalées chez les *Ormiini* et *Glaurocarini* (voir Chsp. IV)

Source : MNHN, Paris

où elles s'ouvrent à travers les membranes intersegmentaires et pleurales de l'abdomen et chez les *Gynandromyiini* où elles le font à travers la membrane tympanique (*Phorocerosoma forte*, cf. Iwata & Nagatomi 1954 : 28) ou à travers les pleures thoraciques (*Phorocerosoma pilipes* d'après du matériel en communiestion).

Les gaines trachéennes, évidemment secondaires, sont de règle chez tous les *Acemyiina*. Les quelques cas de fixation cutanée que j'ai signalés correspondent à une perturbation du mécanisme de formation induite par la petite taille des hôtes (voir Chap. III).

La connexion avec un sac aérien n'a été signalée qu'une seule fois, chez *Ceracia dentata* (cf. St-Amand & Cloyd 1954 : 84).

Le tube respiratoire des Némestrinidés semble indifféremment cutané (chez *Neorhynchocepholus sackenii* par exemple) ou trachéen (chez *Trichopsidea clausa*) et parfois dans une même espèce (*Symmictus costatus*, voir Chap. V). Les tubes cutanés s'ouvrent obligatoirement au voisinage d'un stigmate, ce qui s'explique par les modalités de formation du pore (voir Chap. V).

b. *Forme.*

La forme des siphons est variable d'une espèce à l'autre. Parfois ils forment un cône régulièrement évasé, assez court chez les *Acemyiina*, plus long chez les *Gynandromyiini* (*Phorocerosoma forte*, cf. Iwata & Nagatomi 1954 : tableau 3, fig. 7 *b*); chez les *Ormiini* (*Plesioœstrus leonidei*, voir Chap. IV; *Glaurocara flava*, cf. Crosskey 1965 : 214, fig. 18), la partie rétrécie, voisine de l'insertion, étroite et allongée donne au siphon l'allure d'une « corne d'abondance ». Ce caractère n'apparaît pas dans les dessins du siphon d'*Euphasiopteryx brevicornis* (cf. Nutting 1953 : pl. IV, fig. 11-12).

Le siphon respiratoire des Némestrinidés constitue un tube de grande longueur (près de 20 mm) qui se subdivise en trois parties : la région d'insertion, courte, sclérifiée, non spiralée; la région moyenne — constituant le tube proprement dit — longue, à paroi brunâtre, à structure spiralée, tantôt dextre tantôt sénestre, caractéristique; la région distale, translucide, molle, dilacérable, non spiralée, évasée en entonnoir (voir Chap. V).

Chez les *Ormiini* (*P. leonidei*, voir Chap. IV; *E. brevicornis*, cf. Nutting 1953 : 74) le siphon, durant le jeune âge du parasite, complètement clos, affecte la forme d'un sac. Ce caractère, connu d'autres Tachinidés (Nielsen 1909, Pantel 1910, Roubaud 1924 : 219, Müller 1956 : 40, Herting 1960 : 20), ne se rencontre pas parmi les autres acridiophages chez lesquels le siphon s'ouvre à son extrémité distale.

c. *Structure.*

La structure des siphons des Tachinidés n'a pas fait l'objet d'études détaillées et nos informations à ce sujet, à l'exception des *Phasiinae* (cf. Dupuis 1963 : 325-8), sont fragmentaires.

Les données bibliographiques sur la structure fine des siphons des Diptères acridiophages sont inexistantes.

Mes observations macroscopiques m'ont permis de distinguer, de la base vers le sommet des siphons des *Acemyiina* et des *Ormiini*, une évolution de structure. Il n'y a pas, même dans les siphons cutanés, de partie basale fortement sclérifiée, telle qu'elle a été décrite chez d'autres Tachinidés (Salt 1963 : 569). La paroi apparaît cohérente, lisse, souple, parfois marquée de sillons circulaires. Sa couleur est plus ou moins brunâtre. On note une dégradation de l'opacité de la membrane de la partie fixée à la partie libre dont la frange terminale est, dans les siphons à peine formés, translucide, molle, granuleuse et dilacérable. Un aspect structural identique se retrouve dans les tubes respiratoires de Némestrinidés, aux différences près qu'il existe chez ces derniers une partie proximale plus sclérifiée et une spiralisation de la partie moyenne.

Aucune étude histologique des siphons n'a été entreprise. Nutting (1954 : 74) admet que la paroi du siphon d'*Euphasiopteryx brevicornis* est acellulaire mais ne fait pas mention d'une coupe. J'ai pratiqué divers examens microscopiques, en contraste de phase et *in vivo*, du siphon d'*Acemyia acuticornis;* j'ai pu reconnaître, dans sa frange terminale et transparente, de nombreux éléments cellulaires libres, plus ou moins accolés, tandis que l'on ne voit rien de semblable dans la région moyenne et basale (voir Chap. III). J'ai fait la même observation avec le siphon de *Plesioœstrus leonidei.*

Source : MNHN, Paris

d. *Origine et croissance.*

On considère à l'heure actuelle[1] que les siphons des Tachinidés sont formés — au moins dans leur partie évasée — par l'accumulation des hémocytes de l'hôte autour de la partie postérieure du parasite et leur transformation en un tissu acellulaire, cohérent. Ces phénomènes se déroulent pendant la vie du parasite et cessent avec cette dernière (Herting 1960 : 20, Dupuis 1963 : 333, Salt 1963 : 571, Mellini 1964 : 49). Dupuis (1963 : 331) n'a pu reconnaître aucune participation de l'hypoderme trachéen à la formation du siphon des *Phasiinae*. L'édification des siphons résulterait d'un processus comparable à celui de l'encapsulement des larves libres et déclenché par une lésion locale de l'hôte, c'est-à-dire l'ouverture d'un pore respiratoire. Mais ici, selon la remarque de Dupuis (1963 : 332-3), la réaction de siphonogenèse est « équilibrée » et induite par le parasite chez son hôte habituel où, dans des conditions normales, il ne se produit pas de réaction de défense. Si donc, encapsulement et siphonogenèse sont des réactions similaires, elles n'obéissent pas au même déterminisme (Dupuis 1963 : 332). Toutefois, lorsque le parasite est affaibli, les siphons peuvent évoluer en capsules (Herting 1960 : 20, Dupuis 1963 : 332).

Chez les Tachinidés acridiophages, diverses observations permettent de penser que le siphon a une origine identique à celle décrite plus haut :

— évolution, dans des cas de surparasitisme, des siphons en capsules mélaniques (observée chez *Plesioœstrus leonidei*);

— présence, dans la frange distale, évasée et non cohérente des jeunes siphons d'*Acemyia acuticornis* et de *P. leonidei*, d'éléments cellulaires libres;

— évolution de la structure de la paroi qui, de translucide, granuleuse, dilacérable, devient de plus en plus cohérente, consistante, brun-sombre, de la partie libre vers la partie fixée; ceci montre que l'accroissement se fait dans le même sens que celui des siphons où l'origine hémocytaire a été démontrée;

— cessation de la croissance du siphon, quel que soit le stade de son évolution, à la mort du parasite.

Inversement la prolifération de l'épithélium lésé ne paraît pas pouvoir être responsable de la formation des siphons trachéens ou cutanés. Chez les *Acemyiina*, je pense, à l'instar de Dupuis (1963 : 331), que l'épithélium trachéen ne participe pas à l'édification du siphon car l'adhérence aux trachées est précaire et il n'y a pas de différence de atructure visible entre la base et le sommet du siphon autre que celle résultant de l'évolution signalée ci-dessus; le bord de la perforation trachéenne montre tout au plus un annesu mélanisé qui s'étend sur la trachée et non sur le siphon.

En dépit de sa singulière spiralisation et de sa longueur, le tube respiratoire des Némestrinidés ne me paraît pas avoir une origine et par conséquent une signification différente de celles des siphons de Tachinidés.

Les arguments que je peux avancer en faveur de l'origine hémocytaire sont les suivants :

— présence d'un dépôt granuleux, translucide, dilacérable au bord distal du tube;

— évolution éventuelle de la partie distale du tube en capsule (voir Chap. v);

— identité des caractères morphologiques *s. l.* avec les siphons des Tachinidés à savoir :

§ gradient de coloration et de consistance, du point d'insertion vers l'évasement, impliquant un vieillissement,

§ structure acellulaire de la paroi de la partie ancienne,

§ élargissement terminal;

— arrêt de la croissance du tube à la mort de la larve;

— induction de tubes aberrants, non spiralés, polymorphes chez certains hôtes inhabituels (cas de *Symmictus costatus* chez *Dociostaurus genei*, voir Chap. v).

Enfin l'on notera que la rupture de toute relation anatomique directe entre le tégument et le tube au moment des mues de l'hôte, étant donné qu'elle n'interrompt pas l'accroissement, démontre la non intervention du tégument dans la croissance du tube.

1. On a longtemps présumé que les siphons provenaient, au moins en partie, d'une prolifération du tissu tégumentaire ou trachéen lésé (Pantel 1910 : 141, Roubaud 1924 : 220; voir Dupuis 1963 : 330-331).

Source : MNHN, Paris

Mais, si les processus de l'édification du tube respiratoire des Némestrinidés sont les mêmes que ceux qui assurent la formation des siphons des Tachinidés — ce qui est des plus vraisemblables —, on ne comprend pas pourquoi la morphologie du tube est si particulière. Les différences existant entre ces deux catégories de siphons pourraient résulter de divergences apparaissant dans la morphologie et le comportement des larves de Tachinidés et de Némestrinidés. Trois particularités distinguent les tubes respiratoires des Némestrinidés : leur étroitesse, leur longueur, leur spiralisation. Généralement, les larves de Tachinidés, même à un jeune stade, sont relativement trapues par rapport aux larves II et III de Némestrinidés qui sont filiformes. On comprend de ce fait que les tubes respiratoires, qui se moulent sur les segments postérieurs des larves, soient étroits chez les Némestrinidés, larges chez les Tachinidés. La longueur du tube respiratoire des Némestrinidés pourrait s'expliquer par la longue durée du stade III (opinion déjà émise par GREATHEAD 1958 : 115). Quant à la spiralisation, je ne vois pour ma part qu'une explication plausible, celle d'une lente rotation — souvent inversée — de la larve sur elle-même, par rapport à son axe longitudinal, entraînant par ce mouvement la spiralisation du tube dans sa zone de formation, non encore cohérente.

e. *Caractéristiques de la siphonogenèse des Orthoptères.*

La siphonogenèse induite chez les Orthoptères par les divers Diptères acridiophages présente quelques particularités.

Tous les siphons, à l'exception non confirmée de celui de *Glaurocara flava*, sont de type secondaire, contrairement à ce qui se passe ches d'autres Tachinidés déposant des œufs macrotypes sur l'hôte (comme le font pourtant les *Acemyiina*) ou des larves planidiformes (comme cela est cependant chez *Plesiocæstrus leonidei*) qui induisent généralement des siphons primaires (MELLINI 1964 : 56-57).

A l'inverse des Hétéroptères chez qui la réaction siphonogène aux *Phasiinae* est nulle chez l'hôte larvaire (DUPUIS 1963 : 333), les Orthoptères s'avèrent capables, aussi bien à l'état imaginal que préimaginal, d'édifier des siphons en présence des larves d'*Acemyiina*, *Ormiini* et *Nemestrinidae*. Cela soulève le problème du devenir du siphon lors de chaque mue de l'hôte. J'ai, après PRESCOTT (1961 : 564-5), résolu cette question chez les Némestrinidés. A la mue, il se forme un pore respiratoire plus grand, qualifié de « secondaire », à travers le nouveau tégument mais le même siphon demeure fonctionnel tout le temps de la vie du parasite (voir Chap. v). Chez les Tachinidés acridiophages, la question n'a pas été abordée. Mais MELLINI (1964 : 50) décrit chez d'autres Tachinidés un processus de reconstitution du siphon cutané primaire, assez différent de celui des Némestrinidés. D'après cet auteur, tout l'entonnoir est entraîné avec l'exuvie et la larve qui se trouve placée au contact d'un pore secondaire, obligatoirement édifié dans le nouveau tégument, induit la formation d'un second siphon.

DUPUIS (1963 : 270) indique que les *Phasiinae* représentent les seuls Tachinidés qui suscitent la formation de siphons trachéens uniquement dans le thorax de l'hôte. Chez les *Acemyiina* et certains Némestrinidés, la localisation thoracique, sans être exclusive, est fréquente. En fait, la localisation des siphons des Diptères acridiophages n'est pas très stéréotypée et si l'on peut définir pour chaque espèce une aire de fixation modale, elle est rarement exclusive. Divers facteurs semblent interférer dans le choix du point d'insertion [nature du siphon, taille, accessibilité de la trachée, nombre des parasites (voir Chap. III)]. Il n'est pas rare de voir, dans les cas d'infestations multiples, les diverses places occupées dans l'ordre d'arrivée des larves, les modales l'étant en premier. Chez les *Acemyiina* (voir Chap. III), les trachées les plus utilisées sont celles issues des stigmates pro-mésothoraciques, mais les autres trachées thoraciques et abdominales (en particulier celles issues du premier stigmate abdominal) ne sont pas totalement exclues. Les Némestrinidés présentent des zones préférentielles de fixation : membrane tympanique chez *Symmictus costatus*, membrane pro-mésothoracique chez « *S. flavopilosus* », membrane pleurale de l'abdomen chez *Neorhynchocephalus sackenii*, etc. (voir Chap. v). Les siphons cutanés des *Ormiini* et des *Glaurocarini* semblent se localiser uniquement dans la région abdominale.

Chez les *Phasiinae*, DUPUIS (1963 : 274-275) a montré, dans plusieurs espèces, que la mue du stade I au stade II est indépendante des incidents de la vie parasitaire et en particulier de la localisation et de la fixation. Cette indépendance ne semble pas exister chez les Diptères acridiophages. Chez l'*Ormiini Plesiocæstrus leonidei*, la première mue intervient toujours avant la fixation et c'est la larve II qui édifie le siphon. Chez *Euphasiopteryx brevicornis* (cf. NUTTING 1953 : 74), la larve I s'attache et édifie le siphon avant la mue. Ici donc

Source : MNHN, Paris

chez 2 espèces voisines — mais non ches la même — la fixation intervient à un moment différent par rapport à la mue. Chez les Némestrinidés, l'édification du pore respiratoire est assurée par la larve I et le siphon est ébauché avant que n'intervienne la première mue. Il en serait de même chez les *Gynandromyiini* (cf. Iwata & Nagatomi 1954 : 28). Chez les *Acemyiina*, la première mue a lieu avant la localisation, la fixation est l'œuvre des larves II quel que soit le stade de l'hôte.

II. ACTIONS DU PARASITE SUR L'HÔTE

J'étudierai séparément les actions directes, c'est-à-dire celles qui impliquent une réaction active (Pantel 1898 : 63) s'exerçant aux points mêmes où le parasite et l'hôte sont en contact (Dupuis 1963 : 313), et les actions indirectes qui s'exercent d'une manière passive (Pantel 1898 et 1912 : 115) et sans que la contiguïté entre l'organe lésé et le parasite soit nécessaire.

1. Actions directes.

Les actions infligées directement aux Orthoptères par les Diptères parasites ont été étudiées d'une manière simplement macroscopique.

Le point de perforation ayant servi à la pénétration s'ohture et se réduit à une petite pustule « cicatricielle » (*Anacridium aegyptium* infesté par *Ceracia mucronifera* par exemple, voir Chap. III).

La formation du pore, avec la perforation du tégument ou de la trachée qui en résulte, peut laisser des traces (mélanisées) visibles lorsque le siphon s'ouvre à l'extérieur (*Ormiini*, *Glaurocarini*, certains Némestrinidés). Elle représente une action aussi hénigne que la précédente.

Les lésions d'organes apparaissent généralement au moment de la phase de sarcophagie. Les organes affectés peuvent être le corps gras, la musculature, l'hypoderme, les sacs aériens, les organes génitaux. La gravité des lésions varie avec le degré de sarcophagie. Dans les cas extrêmes, lorsque l'hôte est de petite taille ou le nombre de parasites hébergés grand, la destruction peut être totale et l'hôte est alors réduit à son exosquelette dans lequel subsistent seulement le tube digestif, le système nerveux, les grosses trachées, les gonoductes. Les traumatismes les plus graves, par leur importance propre autant que par le fait qu'ils interviennent à une époque où l'hôte est affaibli, sont les perforations pratiquées par les larves au moment de leur sortie.

2. Actions indirectes.

L'influence du parasite sur le comportement de l'hôte n'a pas été étudiée en détail. La manifestation la plus nette, particulièrement observable lors du départ, après le repos nocturne, des bandes de Criquets migrateurs, est l'« apténie » musculaire (Künckel d'Herculais 1894) qui est une déficience de l'aptitude à se déplacer, sauter ou voler.

L'infinence sur le développement ou la mue de l'hôte n'a été étudiée spécifiquement que dans le cas d'*Acyglossa pollinosa* et de *Ceracia mucronifera* (voir Chap. II et III). Cette action a cependant été supputée par divers auteurs (Greathead 1958 : 118). J'ai montré que la présence du parasite, surtout s'il est grégaire, ralentit la croissance, ce qui se traduit par un allongement des intermues. C'est là un phénomène assez général connu chez divers Insectes parasites (Pantel 1912 : 121-122). Cette action du parasite est assez similaire, quant à son résultat, à celle que l'on provoque par ablation partielle de la glande ventrale des Orthoptères (Strich-Halbwachs 1958).

La **castration parasitaire**[1] ou altération parasitaire des gonades (Pantel 1912 : 137) est un phénomène, fréquent chez les Arthropodes parasités, qui constitue un chapitre intéressant de la Parasitologie. Je l'étudierai en détail avec les Diptères acridiophages chez qui ce problème a fait l'objet de nombreuses remarques.

1. Comme le précise Steinhaus (1963) : « *the word castration is here employed in a broad sense to mean any process that interferes with or inhibits the production of mature ova or spermatozoa in the gonads of an organism* ».

Source : MNHN, Paris

1° *Données des auteurs*[1].

Lopez (1934) a obtenu des larves de *Ceracia aurifrons* à partir d'Acridiens qui auraient déposé des oothèques dans les douze heures précédentes. Zakhvatkin (1954 : 259) note la castration de l'hôte d'*Acemyia acuticornis* comme résultant de l'épuisement du corps gras et Chapman (1962 : 70-71) observe chez l'hôte de *Ceracia nomadacridis* le non développement des œufs à une époque où les individus sains déposent les leurs.

Uchida & Ehara (1953) ont étudié, à l'aide de coupes histologiques, les effets de *Pharocerosoma forte* sur l'appareil génital de l'hôte. Les femelles parasitées montrent des ovaires de conformation anormale (allongement des oviductes, diminution du nombre des ovarioles) et des troubles de l'ovogenèse (les ovules n'arrivant pas au terme de leur croissance). En revanche, la spermatogenèse se déroule normalement. Mais Iwata & Nagatomi (1954 : 33) considèrent que la réduction de la fécondité des hôtes de *P. forte* varie notablement : « *for examples the females attacked at the end of the oviposition period may be affected not so much* ». Les femelles ayant survécu à la sortie du parasite et disséquées après leur mort contenaient encore dans leurs ovaires plusieurs œufs mûrs.

L'état de l'appareil génital femelle des hôtes infestés par des Anthomyiidés apparaît variable. D'après Rukavishnikov (1930 : 257), 85 % des hôtes d'*Acridomyia sacharovi* sont castrés. Cependant les ovaires de 3 hôtes parasités contenaient respectivement 19, 62 et 67 œufs. D'après Arnoux & Remaudière (1946) et Roehrich (1951 : 489), les ovaires se développent normalement.

Les indications relatives à l'état de l'appareil génital des hôtes de Némestrinidés sont également contradictoires. D'après Potgieter (1929 : 32), les femelles parasitées par *Symmictus costatus* contiennent des œufs et se montrent capables de pondre. Crouzel & Salavin (1943 : 22) notent des œufs indemnes mais les femelles parasitées par *Neorhynchacephalus sulphureus* ne pondent pas. Pour Shulov (1948 : 255), les larves de Némestrinidés *sp.* se nourrissent aux dépens du testicule. York & Prescott (1952 : 8) n'ont jamais trouvé d'œufs dans les ovaires des hôtes de *Trichapsidea clausa*. D'après Spencer (1958 : 508), les larves de ce Némestrinidé détruisent les organes reproducteurs; la partie terminale du calice de l'ovaire est raccourcie, le calice épaissi, le contenu des œufs liquéfié et résorbé, le développement des ovarioles stoppé. Prescott (1960 : 518-9) a montré que la fécondité des jeunes femelles infestées expérimentalement par *Neorhynchocephalus sackenii*, comparée à celle d'un lot témoin, était considérablement réduite.

L'action des Sarcophagidés a été rarement précisée bien que la castration parasitaire ait été évoquée depuis 1894 par Künckel d'Herculais. Callot (1936 : 198) note que l'appareil génital femelle paraît peu atteint mais le nombre d'œufs réduit. Spencer & Buckell (1957 ; 35) constatent que l'appareil génital femelle demeure juvénile et que les ovarioles restent de petite taille chez les hôtes infestés. Chapman (1961 : 67), comparant nombre et taille des œufs et ovocytes présenta dans les ovaires des individus sains et parasités par *Blaesoxipha aaceps*, conclut que le développement des ovaires est ralenti, la fécondité réduite; dans quelques cas, il relève la présence d'œufs dans les ovaires ou les oviductes de femelles parasitées. Taylor (1963 : 84) aboutit à une conclusion semblable chez les hôtes ayant atteint la maturité sexuelle et hébergeant des larves de *Gesneriodes filipjevi*. Rukavishnikov (1930 : 258-9) a montré que la fécondité des femelles de *Locusta migratoria* infestées par *Blaesoxipha lineata* diminuait au fur et à mesure que le nombre des larves hébergées s'élevait; lorsque l'hôte renfermait quatre larves ou davantage, elle était nulle. Cela demande confirmation.

Tous ces résultats divers, voire contradictoires, trahissent des observations souvent fortuites ou partielles, qui sont d'autant plus difficiles à utiliser que les auteurs n'ont pas toujours pris la peine de préciser l'état d'activité de l'appareil génital de l'hôte au moment de l'infestation et du développement parasitaire. Parfois même, ils n'ont pas distingué l'effet indirect de castration et la destruction directe et sarcophagique des gonades.

1. Un travail important est celui de Pantel (1898-1912) sur *Thrixion halidayanum*. Il ne se rapporte pas à un acridiophage, mais à un phasmophage. Cet auteur, qui a réalisé une étude cyto-histologique, reconnaît l'existence de deux formes de castration parasitaire de l'hôte femelle. L'une dite « atrophique » est caractérisée par un arrêt ou un ralentissement évolutif. L'autre dite « nécrotique » comporte la destruction des cellules sexuelles.

Pantel admet que cette dégénérescence peut être simplement temporaire et la castration non irréversible; l'activité génitale pourrait reprendre après la sortie du parasite.

Source : MNHN, Paris

Mes observations sur les Orthoptères parasités (voir Chap. antérieurs), comme celles de Dupuis (1963 : 341) chez les Hétéroptères hébergeant des larves de *Phasiinae*, ont révélé que l'effet de castration de l'hôte varie essentiellement en fonction de la phase d'activité des gonades au moment de l'infestation et du développement parasitaire[1]. Pour ces raisons, je crois utile de rappeler l'évolution normale de l'activité des gonades des Orthoptères, en particulier des femelles. Les ovarioles sont ici de type panoïstique (Chopard 1949 : 641, Phipps 1949 : 540).

2° *Activité génitale des Orthoptères indemnes.*

Ces Insectes, comme la plupart des Hétérométaboles, éclosent avec les gonades à l'état d'ébauches (Échard 1962). On distingue trois phases dans l'activité génitale femelle :

— la phase préimaginale au cours de laquelle se poursuivent l'organogenèse et la multiplication des gonocytes au niveau du germarium;

— la phase imaginale prépubertaire précède la première ponte et est marquée par la fin de la gamétogenèse. La vitellogenèse et la choriogenèse, c'est-à-dire les phénomènes d'accroissement des ovocytes qui se déroulent au niveau du vitellarium, commencent à la mue imaginale (Échard 1962 : 57). Cette activité nécessite des apports nutritifs importants se traduisant par de grandes variations du volume du corps gras (Phipps 1949 : 553). Durant cette période, l'activité de l'ovaire passe par trois phases définies par Phipps (1949 : 541) : la phase immature (ou stade I) avec ovocytes petits, non vitellins, la phase préreproductive (stade II) avec ovocytes colorés en jaune et la phase reproductive (stade III) avec ovocytes vitellins ayant atteint au moins la moitié de leur taille maximale;

— la phase imaginale post-pubertaire (stade IV de Phipps) débute lorsque les ovocytes primaires mûrs descendent dans les oviductes. Le *corpora lutea* apparaît à la base des ovarioles. La vitellogenèse se poursuit au niveau des ovocytes secondaires et un nouveau cycle de maturation commence.

3° *Observations personnelles.*

J'ai analysé l'influence du parasite sur l'appareil génital femelle au cours des trois phases de l'activité ovarienne. Cependant l'insuffisance de matériel adéquat ne m'a pas permis d'étudier en détail la castration au cours de la phase post-pubertaire.

Durant la vie préimaginale, l'action du parasite, suivie chez *Barbitistes fischeri* larvaire, hôte d'*Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II), apparaît macroscopiquement nulle. L'organogenèse de l'ovaire n'est pas perturbée. L'action sur l'ovogenèse ne peut, *a priori*, se faire sentir qu'au niveau du germarium. Je n'ai pas, dans le but de connaître l'action du parasite sur la multiplication des cellules germinales, entrepris d'étude histologique de l'ovaire. Mais la présence, chez un hôte parasité venant de subir as mue imaginale, de jeunes ovocytes basaux de taille comparable à ceux des hôtes sains suffit à prouver le déroulement normal de la phase de multiplication des cellules germinales. Ce résultat est confirmé par les hôtes qui, infestés à l'étst préimaginal et ayant laissé échapper leurs parasites juste avant l'imaginalisation, ont survécu et présenté un déroulement normal de l'ovogenèse.

Cette conclusion n'est pas nouvelle. Pantel (1912 : 137) avait énoncé, comme règle générale, que l'altération des gonades est peu ou pas marquée chez l'hôte larvaire. Cependant cet aspect a rarement été étudié (Dupuis, 1963, ne l'a évidemment pas abordé chez les *Phasiinae* pour la simple raison que ces parasites même lorsqu'ils infestent un hôte larvaire n'achèvent leur développement que dans l'imago).

Au cours de la phase prépubertaire, chez quelques *Barbitistes fischeri* parasités tardivement par *Acyglossa pollinosa* (voir Chap. II), l'action du parasite se révèle variable en fonction du nombre de larves hébergées et de leur date de sortie par rapport à la mue imaginale de l'hôte. L'importance et la longueur de l'action prépubertaire du parasite sont primordiales. Si les parasites abandonnent l'hôte deux à six jours après la mue l'effet est faible, si la sortie a lieu plus tard, la castration a lieu. Parfois arrêté, le développement des ovocytes est le plus souvent simplement ralenti. Le nombre d'œufs formés, identique dans les deux ovaires, se montre alors plus faible que celui rencontré chez les femelles indemnes et de même âge. Chez *Anacridium aegyptium* adulte (voir Chap. III), parasité par la génération hivernante

1. L'effet de castration pourrait également dépendre de la durée de l'action du parasite et de son intensité (nombre de parasites hébergés), mais ces questions peu étudiées, excepté par Rukavishnikov (1930), doivent être reconsidérées.

Source : MNHN, Paris

de *Ceracia mucronifera*, la castration parasitaire est totale. La vitellogenèse ne se produit pas. Je suis arrivé à la même conclusion chez *Dociostaurus maroccanus* infesté à l'état imaginal par *Symmictus costatus* (voir Chap. v). La vitellogenèse est arrêtée. Mais ici, à l'inverse des deux cas précédents, l'infestation s'effectuant à un moment où la vitellogenèse a déjà débuté, on assiste à la dégénérescence du vitellus constitué.

Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier en détail la castration parasitaire au cours de la phase post-pubertaire de l'activité ovarienne. J'ai tout au plus réalisé quelques observations chez divers hôtes infestés tardivement par *Acemyia acuticornis* (voir Chap. III) et chez divers Orthoptères infestés par des Sarcophagidés. La dissection des ovaires révèle souvent des ovocytes vitellins de toutes tailles et des œufs indemnes dans l'ovaire ou les oviductes, évidemment formés avant le début de l'infestation. Parfois, certains ovocytes apparaissent dégénérés, les chambres folliculaires flétries et plissées, les œufs vidés, réduits à leur chorion et aplatis. Mais je n'ai pu suivre l'évolution des jeunes ovocytes en voie de formation. Il est probable que, comme chez les Hétéroptères infestés par les *Phasiinae* (cf. Dupuis 1963 : 342-4), la castration parasitaire s'effectue d'une manière identique à ce qui se passe dans la phase prépubertaire, c'est-à-dire en provoquant l'arrêt de la vitellogenèse des jeunes ovocytes et la dégénérescence des ovocytes déjà vitellins.

La présence d'œufs et d'ovocytes vitellins formés avant l'infestation peut amener des auteurs, ignorant la date d'infestation, à conclure à l'absence ou à la faiblesse de la castration. Il faut, sans doute, voir là l'explication des contradictions des données bibliographiques. Cela est d'autant plus compréhensible qu'il existe entre le moment de l'infestation et celui où apparaissent les premiers signes de dégénérescence une période de latence qui peut être assez longue (10 à 15 jours chez *Symmictus costatus*, voir Chap. v).

L'effet du parasite sur l'appareil génital mâle paraît faible. Mes résultats et ceux de mes devanciers attestent que la spermatogenèse n'est pas perturbée par la présence des Diptères acridiophages quelle que soit l'époque de l'infestation. C'est là une conclusion analogue à celle établie chez d'autres Insectes (Pantel 1910, Dupuis 1963).

L'étude de l'influence du parasite sur l'appareil génital des Orthoptères vient à peine d'être entreprise dans des conditions suffisamment rigoureuses pour être féconde.

Cependant, les premiers résultats montrent que la castration parasitaire est nulle ou très faible sur l'appareil génital mâle et sur l'appareil génital des hôtes femelles larvaires où l'on ne note pas d'influence sur la multiplication des cellules germinales.

L'action de castration s'exerce chez les femelles adultes, au cours des phases pré- et post-pubertaires, d'une manière élective sur le vitellarium. Elle arrête la vitellogenèse et la choriogenèse, c'est-à-dire la croissance des ovocytes, et provoque la dégénérescence des ovocytes vitellins formés avant l'infestation. Les ovocytes des deux ovaires sont également et identiquement atteints.

Cette action est peu spécifique, c'est-à-dire qu'elle s'affirme quelles que soient l'espèce hôte et l'espèce parasite, qu'il s'agisse d'un Némestrinidé, d'un Anthomyiidé, d'un Sarcophagidé ou d'un Tachinidé. C'est là un fait énoncé depuis longtemps chez d'autres entomophages (Pantel 1912 : 215). Une certaine influence spécifique semble cependant se manifester dans l'importance des effets constatés. Les Anthomyiidés en particulier ne paraissent pas arrêter totalement l'ovogenèse de leur hôte, alors que les Tachinidés et les Némestrinidés l'interrompent.

Dans leur ensemble, ces conclusions sont asses similaires à celles établies chez les Hétéroptères hébergeant des *Phasiinae* (cf. Dupuis 1963 : 336-354). En particulier, cela est vrai en ce qui concerne l'électivité de l'effet de castration au niveau du vitellarium des femelles.

A propos des intéressantes malformations anatomiques affectsnt l'appareil génital des femelles parasitées et signalées par Uchida & Ehara (1953 : 173) et Spencer (1958 : 508) il paraît nécessaire de différer tout jugement jusqu'à ce que de nouveaux éléments aient été rassemblés. Je n'ai personnellement rien vu de semblable.

Je n'ai guère d'éléments utiles à ajouter à la mise au point et à la discussion que donne Dupuis (1963 : 348-349) des mécanismes de la castration parasitaire. Je puis toutefois indiquer qu'à l'instar de cet auteur j'ai observé chez les hôtes castrés un corps gras abondant, ce qui évidemment ne peut être expliqué par l'hypothèse de la castration par détournement au profit du parasite des éléments nutritifs et des réserves de l'hôte nécessaires à l'ovogenèse (Pantel 1912 : 137, Steinhaus 1963 : 413).

Source : MNHN, Paris

De même, je dois attirer l'attention sur la similitude des effets de castration parasitaire des Orthoptères avec certains de ceux résultant chez ces Insectes de l'allatectomie : forte réduction de la fécondité totale (Cassier 1966 *a* : 25), et surtout blocage de la vitellogenèse qui survient dès que le taux sanguin en hormone juvénile descend en dessous d'un certain seuil, ce qui se produit lorsque l'on supprime les connexions entre les *corpora allata* et les organes qui assurent la régulation de leur activité (*corpora cardiaca* et *pars intercerebralis*) [Cassier 1966 *b* : 142].

* * *

Les études des interactions dans le couple hôte/parasite, et notamment celles de l'action du parasite sur l'hôte, nous ont renseigné sur les *effets* résultant de la présence d'un entomophage dans un hôte (ralentissement du développement, blocage de la vitellogenèse) mais non sur leurs *causes*. J'ai tout au plus mis l'accent sur la *similitude des effets* provoqués d'une part par l'action du parasite et d'autre part par l'ablation expérimentale de certains organes jouant un rôle de premier plan dans les corrélations humorales chez les Acridiens (Joly 1958). Il reste à accomplir le pas décisif, celui d'essayer de connaître, par la voie expérimentale, le *pourquoi* de ces similitudes, c'est-à-dire d'étudier les mécanismes des actions indirectes du parasite sur la physiologie de l'hôte. C'est là un chapitre de la Parasitologie qui, chez les entomophages et particulièrement chez les acridiophages, est bien délaissé [1].

D. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

La spécificité parasitaire, c'est-à-dire le fait pour un parasite de se développer seulement dans un nombre fini d'espèces hôtes, résulte de facteurs multiples liés à tous les aspects de la biologie du couple hôte/parasite (Salt 1938 : 238-43, Biliotti 1958 *b* : 751-7, Sweetman 1958 : 284-292, Herting 1960, Dupuis 1963 : 384-408).

La connaissance des Diptères acridiophages et de leur vie est encore trop sommaire pour que l'on puisse prétendre dresser un tableau, même élémentaire, de leur spécificité et de ses facteurs. Je me contenterai d'abord d'essayer, à l'aide d'exemples, de montrer dans quelle mesure le choix des hôtes est fonction de leur stade, de leur sexe et de leur position systématique. J'explorerai ensuite l'étendue de la spécificité ou *Wirtskreis*[2], ce qui revient à savoir si les Diptères sont mono-, oligo- ou polyphages et dans ce dernier cas à préciser s'il existe une inféodation à un groupe particulier de l'ordre des Orthoptères, aux *Caelifera* ou aux *Ensifera* par exemple. Je tenterai enfin de dégager les causes de la spécificité dans les quelques cas où elles ne sont pas totalement ignorées.

1. STADE DES HÔTES INFESTÉS

Contrairement à l'opinion de Clausen (1940 : 444), les Diptères acridiophages infestent leurs hôtes aux stades les plus divers.

Parmi les Anthomyiidés, *Acridomyia canadensis* a été élevée dans des hôtes du stade III à l'adulte (Smith 1958 : 249) et *A. sacharovi* de tous les stades larvaires mais principalement des derniers et du stade adulte (Rukavishnikov 1930 : 255, Roehrich 1951 : 491). *Acyglossa pollinosa* se trouve dans la nature à une époque telle qu'elle ne peut infester que les jeunes stades larvaires (I à IV) de son hôte (voir Chap. II).

Nombre de Sarcophagidés ont été indiqués d'hôtes larvaires aussi bien qu'adultes; *Gesneriodes filipjevi* (cf. Olsoufiev 1929 : 83), *Gesneriodes lineata* (cf. Wood 1933 : 525, Roehrich 1951 : 488), *Protodexia hunteri* et *Opsophyto opifera* (cf. Smith 1958 : 228), *Sarcophaga falciformis* (cf. Middlekauff 1959 : 724), *Sarcophaga caridei* (cf. Crouzel & Salavin 1961 : 652), etc. Un ou plusieurs stades peuvent être plus fréquemment infestés. *Tephromyiella atlanis* se rencontre essentiellement dans l'hôte adulte (Smith 1958 : 243), *Blaesoxiphotheca coloradensis* dans les larves du deuxième au cinquième âge (Smith 1958 : 222). Certaines espèces peu connues n'ont été signalées à l'heure actuelle que des hôtes adultes : *Servaisia aleuaphoga*, *Acandotheca dichroplophaga*, *Sarcophaga crouzeli*, etc. (cf. Crouzel & Salavin 1961 : 662-3).

1. Voir cependant A. Strambi (*C. R. Acad. Sci. Paris*, 1965, 1966, 1967).

2. Terme allemand employé couramment par les parasitologistes et introduit en France par Dupuis (1963 : 384) de préférence à *host list* ou *host range*.

Source : MNHN, Paris

Les *Acemyiina* comptent des espèces s'attaquant aussi bien à l'adulte qu'aux larves : *Euacemyia tibialis*, *Hemithrixion oestriforme* (cf. Smith 1958 :247-8). *Ceracia mucronifera*, selon les générations, infeste l'hôte du stade 1 au stade imaginal (voir Chap. III). Zakhvatkin (1954 : 257) a élevé *Acemyia acuticornis* d'hôtes adultes mais je l'ai obtenue de larves (voir Chap. III).

Le *Gynandromyiini Phorocerosoma forte* a été mentionné d'adultes et de larves du dernier âge (Iwata & Nagatomi 1954 : 25-26).

Parmi les *Ormiini*, *Euphasiopteryx brevicornis* n'a été cité que des hôtes adultes (Nutting 1953 : 79); *Plesioœstrus leonidei* paraît être essentiellement parasite d'adultes mais je l'ai trouvé une fois dans une larve.

Les Némestrinidés attaquent soit des adultes ou des larves, soit les deux (voir Chap. V).

Les hôtes sont donc infestés aux stades les plus divers, mais certains d'entre eux peuvent l'être plus fréquemment. Ce sont ceux qui se rencontrent dans la nature en même temps que les femelles gravides du parasite. L'infestation préférentielle d'un stade de l'hôte tient essentiellement à la coïncidence temporelle de son cycle avec celui d'un parasite, c'est-à-dire à une cause phénologique. Les parasites précoces, comme *Acyglossa pollinosa*, contaminent des hôtes larvaires alors que d'autres plus tardifs, comme certains Némestrinidés et *Acemyia acuticornis*, attaquent les hôtes adultes. Mais il suffit que les hôtes soient en retard dans leur développement pour qu'ils puissent être infestés à un stade plus jeune. Le développement dans un stade déterminé — lorsque cela se produit — ne correspond donc pas toujours à un comportement imaginal spécifique [1] ni à des exigences larvaires particulières. Les Diptères acridiophages que l'on a étudiés se sont montrés capables — lorsque l'occasion leur en a été fournie — de se développer chez l'hôte adulte comme chez l'hôte larvaire (exemple : les individus de la première génération de *Ceracia mucronifera* — voir Chap. III — dans des conditions expérimentales; *Symmictus costatus*, dans des conditions naturelles — voir Chap. V). La biologie de ces parasites n'est alors pas modifiée. Les mues interviennent et la siphonogenèse, lorsqu'elle existe, se déroule normalement quel que soit le stade de l'hôte (voir *supra*).

II. SEXE DES HÔTES INFESTÉS

Il est assez fréquent de constater chez les entomophages la contamination préférentielle de l'un des sexes de l'hôte. Clausen (1940 : 444) indique que beaucoup de Tachinaires attaquant des hôtes adultes limitent largement leur oviposition aux individus femelles.

Parmi les Diptères acridiophages, la question d'une certaine contamination sélective liée au sexe de l'hôte a été quelquefois évoquée chez les Sarcophagidés et les Anthomyiidés.

Dans les conditions naturelles, les taux d'infestation par *Gesneriodes lineata* sont différents chez les hôtes mâles et femelles (Baranov 1925). D'après Callot (1935 : 198), les hôtes de Sarcophagidés sont, dans leur immense majorité, des femelles. Zakhvatkin (1954 : 246) signale que *Blaesoxiphella brevicornis* parasite plus fréquemment les femelles de *Stauroderus scalaris* et de *Chorthippus apricarius* que les mâles. Remaudière (1948 : 117) et Roehrich (1951 : 487) ont noté que le taux d'infestation par *G. lineata* varie selon le sexe de l'hôte. J. Léonide (1964) a constaté que tous les individus parasités par *Blaesoxipha berolinensis*, trouvés jusqu'ici dans la nature, étaient du sexe femelle et que le comportement de larviposition de cette espèce ne semble se manifester, *in vitro*, qu'en présence des hôtes femelles.

Arnoux & Remaudière (1946 : 58) et Roehrich (1951 : 490) ont montré que le taux d'infestation par *Acridomyia sacharovi* était plus élevé chez les hôtes femelles.

Dans certains cas, la ségrégation qu'exerce le parasite aux dépens du sexe devient plus accusée. C'est le cas, semble-t-il, des *Ormiini*. Les seuls hôtes connus d'*Euphasiopteryx brevicornis* sont de sexe mâle (Nutting 1953 : 70). Le taux de parasitisme avec *Plesioœstrus leonidei* est considérablement plus élevé chez les hôtes mâles que chez les femelles (voir Chap. IV).

Tous les Diptères acridiophages ne se comportent pas de la même manière et certains ne font pas de distinction entre les hôtes des deux sexes. C'est le cas de *Blaesoxipha anceps* parmi les Sarcophagidés (Chapman 1961 : 67), des Tachinidés : *Phorocerosoma forte* (cf.

1. Les femelles d'*Acyglossa pollinosa* infestent cependant avec une préférence marquée les *Barbitistes fischeri* au stade II (voir Chap. II).

Source : MNHN, Paris

Iwata & Nagatomi 1954 : 25) et *Ceracia mucronifera* (voir Chap. III), et de la plupart des Némestrinidés (voir Chap. V).

Les causes de la spécificité liée au sexe sont mal connues. Elles peuvent provenir de différences existant dans la biologie des hôtes des deux sexes, soit qu'ils ne présentent pas la même écologie et que les uns seulement vivent dans le biotope du parasite femelle, soit que l'un des sexes montre une éthologie particulière facilitant son infestation. Zakhvatkin (1954 : 246) explique l'infestation préférentielle des hôtes femelles par *Blaesoxiphella brevicornis* par le comportement de ce parasite qui ne s'écarte pas du niveau du sol où vivent précisément les femelles de *Stauroderus scalaris* et *Chorthippus apricarius*. Les hôtes mâles, qui fréquentent un biotope différent, ne sont presque pas infestés. D'après Baranov (1925 : 130) les taux d'infestation des hôtes mâles et femelles par *Gesneriodes lineata* étaient, *in vitro*, semblables et les écarts constatés dans la nature pourraient être dus à la différence de mobilité des individus des deux sexes.

J'ignore encore les causes de l'infestation préférentielle des hôtes mâles par les *Ormiini* (voir Chap. IV).

III. SPÉCIFICITÉ TAXINOMIQUE

1. « Wirtskreis » des Diptères acridiophages.

Les Diptères acridiophages apparaissent comme des parasites plus ou moins polyphages. Mais il est peut-être prématuré d'admettre, comme l'a fait Uvarov (1928), que les parasites d'Orthoptères se montrent capables de se développer, selon la saison, dans des hôtes divers.

Parmi les Némestrinidés, *Neorhynchocephalus sackenii* et *Trichapsidea clausa* se rencontrent dans plus d'une dizaine d'hôtes (York & Prescott 1951 : 9, Prescott 1955 : 402, Smith 1958 : 253, Spencer 1958 : 503, Prescott 1960 : 514, etc.), *Symmictus costatus* dans 6 hôtes (voir Chap. V).

L'Anthomyiidé, *Acridomyia canadensis* a été signalé de 12 hôtes (Smith 1958 : 250).

Parmi les *Acemyiina*, l'espèce la plus polyphage est actuellement *Acemyia acuticornis* (voir Chap. III), mais *Ceracia dentata, Euacemyia tibialis, Hemithrixion oestriforme* comptent également plusieurs hôtes (Smith 1958).

Parmi les Sarcophagidés, les exemples de polyphagie sont nombreux. *Gesneriodes lineata*, qui est une espèce ubiquiste, a une vingtaine d'hôtes (Uvarov 1928, Thompson 1950, Greathead 1963).

Les exemples d'oligophagie, et *a fortiori* de monophagie, sont rares, surtout si l'on considère que lorsqu'un parasite n'a été signalé que d'un seul ou d'un petit nombre d'hôtes cela tient souvent à l'insuffisance des recherches. C'est vraisemblablement le cas de diverses espèces d'*Acemyiina* qui ont été élevées récemment — *Acemyia pyrrhocera, Ceracia uncinata, Ceracia maldonadoi* (voir Chap. III).

Ceracia mucronifera est, dans la nature, inféodée au Criquet égyptien comme l'attestent mes recherches. Mais, *in vitro*, la femelle pond sur de nombreux hôtes dans lesquels les larves accomplissent leur développement avec succès (voir Chap. III).

Le *Gynandromyiini Phorocerosoma pilipes* n'est connu que de *Locusta migratoria* (cf. Mesnil 1957) mais *P. forte* l'est de quatre hôtes différents (Uchida & Ehara 1953, Iwata & Nagatomi 1954).

L'*Ormiini Euphasiopteryx brevicornis* n'a été cité qu'une fois et d'un seul hôte. Mais *Plesioœstrus leonidei* a été signalé de cinq hôtes (voir Chap. IV). Quant à *Glaurocara flava* son premier hôte vient à peine d'être découvert (Swaine 1964).

Chez les Sarcophagidés, la monophagie, si elle existe, doit être rare. La plupart des espèces mentionnées d'un seul hôte sont celles dont l'étude vient à peine d'être entreprise ou qui ont été élevées accidentellement : *Blaesoxipha zachvatkini* (cf. Zakhvatkin 1954), *Protodexia liebermanni* (cf. Lieberman 1960), *Blaesoxipha anceps* (cf. Chapman 1961), *Blaesoxipha berolinensis* (cf. J. Léonide 1964).

L'Anthomyiidé *Acridomyia sacharovi* parasite *Locusta migratoria* (cf. Rukavishnikov 1930, Arnoux & Remaudière 1947). Cependant Remaudière (1947) indique l'avoir obtenu de *Psophus stridulus*.

Acyglossa pollinasa n'a été élevée que de *Barbitistes fischeri* mais il est probable qu'il existe, dans d'autres régions, un hôte différent (voir Chap. II).

Source : MNHN, Paris

De cette revue, il ressort qu'actuellement aucun cas de monophagie ne peut être retenu avec certitude chez les Diptères acridiophages. Bien au contraire, il semble que l'oligophagie et même une certaine polyphagie soient assez générales.

Ceci étant reconnu, il importe de préciser si les espèces polyphages se développent aux dépens d'Orthoptères appartenant à certains groupes taxinomiques définis, aux sous-ordres par exemple. Existe-t-il des Diptères inféodés aux Ensifères et d'autres aux Caelifères comme le laisse présumer la ségrégation faite par GREATHEAD (1963) dans le titre de sa note : « *Review of the Insect enemies of Acridoidea* »?

Jusqu'à une date récente, il faut bien convenir que ce sont les *Acridoidea* qui ont donné la majorité, quand ce n'est pas la totalité, des espèces de Sarcophagidés, Némestrinidés, *Acemyiina* et *Gynandromyiini* acridiophages. Chez les Ensifères, on n'avait signalé jusqu'ici que peu de parasites. Mais il faut voir dans cette pauvreté le résultat de l'insuffisance des recherches parasitologiques consacrées à ce sous-ordre. La majorité des espèces élevées d'Ensifères est d'acquisition récente.

Les six espèces de Némestrinidés connues comme parasites d'Orthoptères ont été élevées d'*Acridoidea*. Mais au cours de mes recherches, j'ai trouvé à plusieurs reprises des planidia de Némestrinidés dans des Ensifères et découvert, en 1965, un Némestrinidé *sp.* qui se développe chez un *Decticinae* (*Platycleis denticulata*) (voir Chap. v). Cette famille de Diptères ne peut donc plus être considérée comme strictement inféodée aux Acridiens.

Les Sarcophagidés n'ont fourni que de rares espèces parasites d'Ensifères. On peut citer *Blaesoxipha cochlearis* (cf. SÉGUY 1941 : 193) et *B. ungulata* (cf. SÉGUY 1941 : 203, J. LÉONIDE 1965). *B. ungulata* dépose *in vitro* ses larves sur des Ensifères comme sur des Caelifères et le développement se fait aussi bien dans les uns que dans les autres (J. LÉONIDE 1965). Cette espèce représente, à ma connaissance, le seul Diptère acridiophage qui ait été élevé, expérimentalement d'ailleurs, à partir d'hôtes appartenant aux deux sous-ordres.

Les *Acemyiina* et les *Gynandromyiini* n'ont jamais été cités d'Ensifères, à l'exception d'une unique larve I d'*Acemyiina sp.* que j'ai trouvée à la dissection d'un *Barbitistes fischeri* (voir Chap. III).

En revanche, 2 des 4 espèces d'Anthomyiidés parasites d'Orthoptères ont été récemment obtenues d'Ensifères. Seules les espèces de la tribu des *Ormiini-Glaurocarini* ont été élevées uniquement à partir d'Ensifères et apparaissent — jusqu'à plus ample information — inféodées à ce groupe.

Les différentes espèces d'Orthoptères infestées par un Diptère polyphage révèlent-elles une parenté taxinomique familiale, tribale ou générique?

J'ai montré que *Symmictus costatus, Ceracia mucronifera, Acemyia acuticornis* se développaient aussi bien chez des *Catantopidae* que chez des *Acrididae; Myiothyria benoisti* chez un *Pyrgomorphidae* et chez un *Acrididae; Plesiocœstrus leonidei* vit chez une espèce de *Tettigoniidae* et chez une *Ephippigeridae*.

De nombreux exemples pourraient encore être avancés qui prouvent que, contrairement à l'opinion de HOWITT (1951 : 32) qui écrit : « *in many cases the parasite is restricted to a simple genus or a limited number of species within the genus,* » la spécificité, chez les Diptères acridiophages, ne s'exerce pas, en général, au niveau familial ou tribal des Orthoptères mais seulement à l'échelon sub-ordinal.

2. Éléments de la spécificité parasitaire.

Les causes qui permettent ou qui empêchent le développement normal d'un parasite dans un hôte peuvent être multiples. A la suite de DUPUIS (1963 : 390 et suiv.) je les grouperai en deux catégories :

— celles d'origine maternelle, telles les coïncidences temporelle, biogéographique ou écologique entre l'hôte et le parasite qui déterminent les possibilités de rencontre (facteurs que SALT 1938 : 241, et d'autres auteurs — SWEETMAN 1958 : 284 — ont qualifié de *host finding* ou *host discovery*), tel encore le comportement d'infestation du parasite femelle qui est déclenché ou non selon l'espèce hôte rencontrée (facteur constituant l'*host selection* — SALT 1938);

— celles d'origine larvaire qui tiennent aux exigences physiologiques et aux capacités des larves leur permettant ou non de pénétrer et de se développer dans le milieu intérieur de l'hôte, et qui constituent les principaux facteurs de l'*host suitability* de SALT (*l. c.*).

Source : MNHN, Paris

a. *Éléments maternels de la spécificité.*

Zakhvatkin (1954 : 246) a rapporté un cas de la spécificité liée à l'*host finding*, c'est-à-dire à la concordance écologique d'un parasite et de ses hôtes. Il s'agit du Sarcophagidé : *Blaesoxiphella brevicornis* qui ne s'écarte pas du niveau du sol et qui n'infeste que les Acridiens vivant dans les mêmes conditions.

C'est également à l'hypothèse de la concordance d'un biotope particulier propre à *Ceracia mucronifera* et à son hôte habituel que j'ai eu recours pour expliquer la monophagie constatée dans la nature de cet *Acemyiina* qui, *in vitro*, se montre polyphage, son cycle pouvant être réalisé dans divers hôtes qui se rencontrent à la même époque et dans les mêmes stations — mais dans des niches écologiques différentes — que l'hôte habituel (voir Chap. III).

Le comportement spécifique d'infestation a été mis en évidence chez plusieurs femelles de Diptères acridiophages. Selon Crouzel & Salavin (1961 : 661), le Sarcophagidé *Acandotheca neuquenensis* qui présente un comportement de larviposition complexe (Sarcophagidé de la estégorie II, voir *supra*) ne le manifeste, parmi les hôtes qui lui sont offerts, qu'avec *Dichroplus maculipennis*. J'ai montré (voir Chap. II), *in vitro*, que le comportement d'oviposition des femelles de l'Anthomyiidé *Acyglassa pollinosa* ne pouvait être déclenché que par *Barbitistes fischeri* (tout au moins, parmi les hôtes expérimentés). J'ai également constaté (voir Chap. III) que *C. mucronifera*, bien que polyphage *in vitro*, ne dépose aucun œuf sur certains hôtes, tels les *Oedipoda*. Ce sont là des exemples de l'*host selection*.

b. *Éléments larvaires de la spécificité.*

Des exemples d'échec à la pénétration des larves néonates, difficiles à constater ailleurs que dans les conditions expérimentales, n'ont pratiquement pas été signalés dans la littérature.

Même dans les conditions expérimentales de tels cas semblent rares.

Les larves I de Némestrinidés (*Neorhynchocephalus sackenii*, cf. Prescott 1961; *Symmictus costatus*, voir Chap. V), celles de Sarcophagidés (observations inédites de J. Léonide) et de *Ceracia mucronifera* se sont avérées espables de pénétrer dans la presque totalité des hôtes qui leur ont été présentés. Je ne connais, comme exemple d'échec à la pénétration, que celui de certaines larves néonates de la première génération de *C. mucronifera* déposées *in vitro* sur de vieux imagos d'*Anacridium aegyptium*, à tégument induré (voir Chap. III).

En revanche, les échecs du développement de la larve après sa pénétration sont fréquents.

Chez divers *Acemyiina sp.* le développement larvaire est compromis dès le stade I, dans *Oedaleus decorus* par exemple (voir *supra*).

Il semble que la croissance de *Plesioœstrus leonidei* s'effectue avec difficulté chez *Ephippiger terrestris* comme en témoigne le taux élevé de la mortalité du parasite dans cet hôte (voir Chap. IV). D'après Iwata & Nagatomi (1954) *Phorocerosoma forte* se développe normalement chez *Oxya japonica* Willem. alors que chez *O. velax* (F.) les pores respiratoires ne se forment pas.

Chez les Némestrinidés, le développement larvaire s'accomplit avec plus ou moins de succès selon l'hôte dans lequel les planidia ont pénétré. Prescott (1955 : 401) a montré que si certains hôtes n'étaient jamais attaqués par *Trichopsidea clausa*, d'autres, comme *Camnula pellucida*, étaient fortement infestés, mais le développement larvaire ne s'accomplissait pas. En 1960 (p. 517-520), il a reconnu l'existence de divers degrés d'*host suitability*. Ainsi chez *C. pellucida*, les larves de *Neorhynchocephalus sackenii* meurent au stade I après avoir formé leur pore, alors que chez *Melanoplus bivittatus* elles meurent tout de suite après avoir pénétré. Chez *Symmictus costatus* (voir Chap. V), les larves s'accroissent normalement chez *Dociostaurus maroccanus* et *Calliptamus italicus* tandis que chez *Oedaleus decorus* la mortalité est forte dès le stade I.

Parmi les Sarcophagidés même, chez lesquels les exigences physiologiques larvaires sont faibles (voir *supra*), Howitt (1951 : 32-38) a constaté que *Tephromyiella atlanis* attaquait diverses espèces de *Melanoplus*, mais que les aptitudes des larves à se développer variaient considérablement : « *the majority of larvae found in* M. bivittatus and M. packardii, *showed signs of melanism* ».

Les exemples que je viens de citer montrent que, dans les cas où elles ont été établies, les causes de la spécificité chez les acridiophages ne diffèrent pas de celles rencontrées chez les autres Diptères (Biliotti 1958 *b*, Dupuis 1963 : 384 et suiv.). Mais l'étude de la spécificité a fait ressortir l'importance des lacunes de notre savoir sur ce sujet dont l'intérêt tant biologique

Source : MNHN, Paris

que pratique (lutte biologique) n'échappe à personne. Non seulement on ignore le plus souvent les causes de la spécificité lorsqu'elle a été constatée, mais, dans la majorité des cas, le simple recensement des hôtes naturels des parasites est loin d'être avancé. Quant à l'étude expérimentale de la spécificité, elle a été à peine ébauchée.

E. CONCLUSIONS

Au terme de cette étude comparative, on peut dire qu'en dépit des nombreux travaux réalisés — essentiellement sur les Sarcophagidés, il est vrai — les Diptères endoparasites d'Orthoptères étaient particulièrement méconnus.

L'aperçu que nous venons de donner de leur biologie a mis en évidence de nombreuses et profondes lacunes dans notre connaissance, particulièrement dans les domaines de la vie imaginale : écologie, activité de relation, nutrition, physiologie sexuelle et reproduction... mais aussi dans ceux de la vie larvaire pour laquelle les caractéristiques biologiques des larves aux différents âges, les interactions avec l'hôte n'ont été traitées que superficiellement.

On doit cependant reconnaître que, sur le plan faunistique comme sur le plan biologique, la connaissance des Diptères acridiophages a fait, au cours de ces dernières années, de nombreux progrès.

Dans cette évolution, les Némestrinidés occupent une place privilégiée. Presqu'inconnus hier, ils apparaissent aujourd'hui comme des entomophages originaux, non seulement par la morphologie spéciale de leur tube respiratoire mais encore par de nombreuses particularités de leur cycle dont certaines, tels le comportement maternel d'oviposition, la pénétration active des planidia, leur séjour dans les trachées, la formation du pore et le devenir du tube au cours de la mue, sont autant d'acquisitions majeures de la recherche récente.

Les Sarcophagidés, épurés des espèces asprophages et parasites occasionnels, se montrent sous un jour nouveau. Leur comportement de larviposition a particulièrement retenu l'attention. Très différents selon les espèces, ils présentent des aspects éthologiques intéressants tels les manœuvres d'approche et d'accoutumance de l'hôte, le dépôt électif des larves en des parties privilégiées du corps des hôtes, l'injection de larves à l'intérieur des Orthoptères, etc.

Les représentants acridiophages des Anthomyiidés, dont deux viennent d'être découverts, se signalent également par leur comportement d'oviposition qui se singularise par le dépôt de paquets d'œufs dans un orifice préalablement pratiqué par la femelle à l'aide de sa trompe dans le corps de l'hôte.

Quant aux *Acemyiina*, dont certaines espèces ont été élevées d'Orthoptères depuis longtemps, ils apparaissent sur le plan de la recherche comme les plus déshérités. Il a fallu mes expériences de propagation de *Ceracia mucronifera* au laboratoire pour que soient recueillis les premiers renseignements sur leur sexualité et leur comportement de ponte.

Les données — dont les plus anciennes ne remontent pas au-delà de 1953 — sur les *Gynandromyiini* et les *Ormiini* acridiophages laissent ressortir des phénomènes biologiques intéressants : ouverture du pore respiratoire de *Phorocerosoma forte* à travers le tympan, localisation endomusculaire de *Plesioœstrus leonidei*, etc.

Ces progrés sont suffisants pour me permettre de tenter de dégager quelques traits principaux de la physionomie générale des Diptères acridiophages.

Ces Diptères, qui se rattachent à quatre grandes familles différentes, comptent des espèces fort dissemblables, non seulement sur le plan taxinomique mais encore du point de vue biologique et parasitologique.

L'hétérogénéité de la vie parasitaire, très nette au début de la vie larvaire, résulte des divergences constatées dans les comportements maternels d'infestation.

La phase préparasitaire peut se dérouler dans trois milieux : voies génitales des femelles, milieu extérieur, milieu hôte; il peut exister, ou non, une phase larvaire libre; la pénétration peut être active ou passive.

Au cours de la phase endoparasitaire, l'hétérogénéité des modes de vie s'estompe en partie, l'influence du comportement maternel ne se faisant plus sentir et le milieu biologique (c'est-à-dire le milieu intérieur) devenant uniforme pour tous les parasites. Cependant, malgré cela, des différences importantes demeurent (localisation ou non, vie libre ou fixée par l'intermédiaire de gaines cutanées ou trachéennes, etc.).

Source : MNHN, Paris

D'après des critères biologiques et essentiellement parasitologiques, il est possible de classer les Diptères acridiophages en trois groupes.

1° Les Némestrinidés et, peut-être, les *Ormiini-Glaurocarini,* qui ont un comportement maternel d'infestation simple et sans rapport avec l'hôte mais dont les larves présentent des exigences physiologiques précises et complexes, se traduisant de multiples manières : formation d'un pore respiratoire, induction d'un siphon et, chez les Némestrinidés, localisation des larves I dans les trachées, modalités particulières d'édification du pore respiratoire.

On peut considérer que ces entomophages sont davantage parasites par leurs larves que par leurs imagos.

2° Les Sarcophagidés et les Anthomyiidés, qui montrent un comportement maternel d'infestation complexe et étroitement lié à l'hôte (recherche de l'hôte convenable, manœuvres spécifiques d'attaque, perforation buccale des Anthomyiidés, phénomène d'accoutumance de certains Sarcophagidés, etc.). L'éthologie imaginale contraste singulièrement avec la simplicité de la vie larvaire et de ses exigences physiologiques (absence de localisation stricte, de formation de pore et d'induction de tube respiratoire, etc.).

Ici le parasitisme paraît davantage le fait des imagos que des larves.

3° Les *Acemyiina* et *Gynandromyiini,* qui présentent à la fois un comportement maternel d'infestation lié à l'hôte et des exigences larvaires élevées. Dualité qui permet de considérer ces Diptères comme les acridiophages les plus spécialisés et adaptés à la vie parasitaire. Ils sont en effet autant parasites par leurs larves que par leurs imagos.

Si ce dernier cas, comme il semble, s'apparente à celui des *Phasiinae,* on peut, passant, à la suite de Dupuis (1963 : 408), du plan des constatations actuelles à celui des probabilités évolutives, supposer « qu'au cours de l'évolution de la spécificité parasitaire de ces Mouches, les novations qui ont pu affecter séparément les femelles ou les larves se soient rapidement harmonisées ». Mais cela revient à admettre que dans les cas 1° et 2° l'acquisition de la spécificité parasitaire — et sans doute du parasitisme — s'est effectuée selon les cas, par voie maternelle ou par voie larvaire (Léonide 1966 : 616, Dupuis 1966 : 619).

L'acquisition du parasitisme par la voie maternelle, apparaissant comme le résultat du comportement d'infestation des femelles, est très vraisemblable chez les Sarcophagidés et chez les Anthomyiidés. Chez ces derniers en particulier, cette hypothèse est puissamment étayée par la réalisation par la femelle, à l'aide de sa trompe, d'une perforation du tégument qui est « actuellement » mise à profit, outre le prélèvement nutritionnel, pour le dépôt des œufs dans la cavité générale de l'hôte. Les larves néonates se trouvent *directement* et *passivement* plongées dans le milieu intérieur dans lequel elles vont vivre sans provoquer d'interactions nettes et d'une manière si simple que l'on ne peut s'empêcher de penser à des saprophytes se développant sur un milieu vivant. Pour cette raison, certains parasitologistes ne considèrent pas ces espèces comme véritablement parasites. Certes la faiblesse des exigences larvaires de ces Diptères témoigne d'une forme simple et primitive du parasitisme. Le comportement maternel complexe de ponte ou de larviposition n'est pas l'apanage des parasites, il se rencontre chez des saprophages authentiques, parasites occasionnels comme *Sarcophaga carnaria* (cf. Kirchberg 1961; 1966). La forme primitive du parasitisme — dans ce groupe — paraît être également indiquée par la constatation, faite dans des conditions expérimentales, d'une certaine déviation du comportement de ponte d'*Acyglossa pollinosa.* Cette Mouche accepte de déposer directement ses œufs dans l'hôte sans perforation préalable mais en utilisant une plaie artificiellement créée. Elle pond même dans de simples tronçons de l'hôte. Cette attitude fait évidemment songer à un comportement maternel vestigial de sarcophage. Cependant, l'on ne peut refuser le statut de parasite vrai à ces espèces qui ne peuvent survivre dans un hôte fraîchement mort — alors que certains Tachinidés (*Winthemia*) se montrent capables de le faire sur la fin de leur vie larvaire (Clausen 1940) — et qui présentent des phénomènes de spécificité parfois assez stricte et induisent des réactions d'encapsulements (*Tephromyiella atlanis* par exemple, Howitt 1951).

L'origine du parasitisme par la voie larvaire paraît des plus probables chez les Némestrinidés. Les imagos vivent sans avoir de contact, à aucun moment de leur vie, avec les hôtes dans lesquels leur descendance se développe et les planidia doivent découvrir l'hôte et s'y introduire par leurs propres moyens.

Parmi les Tachinidés, l'origine du parasitisme est peut-être larvaire chez les *Ormiini-Glaurocarini.* Chez les *Acemyiina,* la question est complexe étant donné la coexistence d'un compor-

Source : MNHN, Paris

tement maternel et d'un comportement larvaire étroitement liés à la vie parasitaire. Elle serait à envisager en considérant comme l'a suggéré Dupuis (1963 : 408) qu'au cours de l'adaptation, « les novations qui ont pu affecter séparément les femelles ou les larves se soient rapidement harmonisées ».

Les différences biologiques constatées montrent que l'exploitation d'un hôte identique ne s'est pas répercutée sur la vie des divers parasites au point de provoquer l'apparition de phénomènes de convergence[1]. Certes, la formation d'un tube respiratoire, vraisemblablement homologue, dans des familles aussi éloignées que les Némestrinidés et Tachinidés, peut être considérée comme un phénomène biologique convergent mais celle-ci est davantage déterminée par l'identité des exigences larvaires de ces différents parasites que par la nature commune de leurs hôtes. Comme l'a écrit Dupuis (1963 : 332), « la capacité intrinsèque des hôtes à édifier un siphon est une propriété commune à de nombreux Insectes ». Elle doit s'exprimer chaque fois qu'un entomophage la sollicite, c'est-à-dire chaque fois que les exigences physiologiques d'un parasite la nécessitent. La capacité intrinsèque des hôtes à édifier un siphon apparaît comme la condition nécessaire mais non suffisante de la siphonogenèse. La condition complémentaire étant le comportement d'ouverture du pore respiratoire, particulier à certains parasites : Tachinidés et Némestrinidés parmi les acridiophages.

Les Diptères acridiophages ne montrent donc pas de caractères parasitologiques propres qui puissent les distinguer des autres entomophages. Les quelques caractères communs que l'on peut arriver à dégager sont, pour la plupart, des caractères négatifs ou de faible valeur. C'est, par exemple, la faiblesse relative des corrélations physiologiques des Orthoptères s'exerçant sur leurs parasites et qui se manifeste de diverses manières.

D'abord, dans la rareté des cas d'induction d'une diapause du parasite par celle de l'hôte (et cela pour la bonne raison que dans la majorité des Orthoptères la diapause intervient dans l'œuf) telle qu'on en rencontre chez d'autres Diptères (Biliotti 1955) et chez les Hyménoptères (Jourdheuil 1960 : 597), etc.

Ensuite, dans l'absence de l'influence du stade de l'hôte sur le développement du parasite; c'est ainsi que la deuxième mue et la siphonogenèse ne sont pas ici, comme chez les *Phasiinae* (cf. Dupuis 1963 : 280 et 333), conditionnées par l'imaginalisation de l'hôte.

C'est encore l'existence d'un grégarisme larvaire assez fréquent.

En définitive, la comparaison des différents modes de vie des Diptères acridiophages *conduit à reconnaître, dans les caractères biologiques et parasitologiques observés, la marque de chaque parasite et non celle de la nature taxinomique des hôtes.* Cette conclusion a été préliminairement dégagée au 1er Congrès international de Parasitologie par Dupuis (1966 : 619) au cours des discussions qui suivirent la communication de Mellini (1966 : 614) sur les Diptères parasites de Coléoptères et la mienne sur les Diptères parasites d'Orthoptères (1966 : 615-616).

De ces remarques, je retiendrai la richesse de l'enseignement qui a découlé des études des comportements maternels des parasites, souvent négligées jusqu'ici, et de leur comparaison avec les comportements de leurs larves. De telles investigations ont conduit non seulement à l'observation précise et complète du cycle biologique des parasites, mais encore ont permis de mieux saisir certains rapports existant entre divers aspects de leur biologie imaginale et de leur biologie larvaire. Il y a là un moyen d'aborder de plus près le problème de la genèse du parasitisme. Pour ces raisons, on ne peut que souligner l'intérêt qu'il y a à intensifier et à approfondir les recherches sur les comportements maternels de ces entomophages, sans négliger les Sarcophagidés ni les Anthomyiidés.

1. Le mode d'infestation rencontré chez les *Acridomyia* et chez *Acyglossa pollinosa* pourrait être considéré comme un caractère convergent dans la mesure où ces genres n'ont pas d'étroites affinités taxinomiques, ce que l'on ignore actuellement.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

J'ai exposé dans le présent mémoire les résultats de mes recherches sur la biologie de six espèces de Diptères acridiophages toutes singulières par leur nouvesuté ou leur mode de vie.

L'*Ormiini Plesiocœstrus leonidei*, espèce nouvelle pour la Science, appartient à une tribu (plus vraisemblablement une sous-famille) jusqu'alors insoupçonnée en Europe et biologiquement très peu étudiée.

Parmi les *Acemyiina*, deux espèces sont nouvelles pour la France : *Myiothyria benoisti*, dont la biologie était totalement inconnue, et *Ceracia mucronifera*. De celle-ci et d'une troisième espèce, *Acemyia acuticornis*, on ignorait pratiquement toute la vie imaginale et de graves lacunes ou imprécisions subsistaient quant à la vie préimaginale.

Acyglossa pollinosa est le premier et jusqu'alors le seul Anthomyiidé signalé comme parasite d'Ensifères. Mes données sur sa vie imaginale et préimaginale sont entièrement originales.

Il en va de même des observations que j'ai réalisées sur le terrain et au laboratoire concernant le Némestrinidé *Symmictus costatus*, toutefois des espèces américaines de ce groupe avaient déjà fait l'objet de recherches suivies.

J'ai donc retrouvé, en France, des représentants de tous les groupes de Diptères acridiophages obligatoires cités jusqu'à ce jour dans le monde (à l'exception des *Gynandromyiini*)[1].

J'ai étudié dans des conditions aussi précises que possible le cycle de ces parasites et rassemblé une somme de faits inédits, dont l'exposé, joint à la revue critique des données antérieures, représente le premier travail d'ensemble de cette importance sur les Diptères acridiophages.

Sauf certains stades des *Acemyiina*, la morphologie des œufs et des larves de toutes ces espèces était inconnue. Je me suis astreint, en tête de chacun des chapitres correspondants, à la description de tous ces stades que j'ai complétée par l'iconographie appropriée. Cette contribution qui résulte de l'absolue nécessité de déterminer, à quelque stade qu'on l'observe, le matériel étudié, trouve une justification immédiate dans la signification adaptative, souvent élevée, des œufs et larves chez les parasites protéliens. Bien que je ne puisse ici y insister, elle possède en outre sa valeur propre étant donné l'intérêt considérable des stades préimaginaux pour la systématique des Diptères.

Les méthodes d'étude, rapportées dans le premier chapitre, sans faire appel à des techniques compliquées, ont néanmoins combiné toutes les possibilités du laboratoire et du terrain, de l'expérimentation, de la dissection et de l'élevage, de la morphologie et de la biologie.

Le chapitre II est consacré à la description détaillée de la biologie d'*Acyglossa pollinosa* Vill. dont j'ai découvert l'acridiophagie.

L'hôte est un Ensifère : *Barbitistes fischeri* Yers.

Le cycle a été suivi dans la nature et *in vitro* grâce à la propagation de ce parasite.

Ce Diptère, univoltin, se rencontre du début avril au début mai dans de nombreuses localités provençales du type « garrigue ». Les Mouches femelles volettent, dès neuf heures du matin jusqu'au coucher du soleil, de branche en branche, à la recherche de leur hôte. Mâles et femelles sont floricoles et se rencontrent principalement sur les Euphorbes. Les femelles sont ovipares, avec une fécondité de 250 à 300 œufs.

La vie imaginale se singularise par le comportement de ponte. Les femelles déposent, à l'aide de leur ovipositeur télescopique, des paquets d'une dizaine d'œufs en moyenne à l'intérieur du corps de l'hôte par un orifice qu'elles ont préalablement pratiqué avec leur trompe dont les labelles sont pourvus d'un système perforateur. La femelle juchée dorsale-

1. Les Sarcophagidés ont été volontairement exclus.

Source : MNHN, Paris

ment sur le corps de l'hôte, qui est à un stade larvaire donc aptère, perfore les membranes intersegmentaires de l'abdomen dans une région latéro-dorsale. Au cours de la perforation, elle absorbe l'hémolymphe qui suinte de la plaie. Ce mode de nutrition, ici complémentaire de la floricolie, est bien connu chez les Hyménoptères. Il est rare chez les Diptères et n'était signalé que chez les *Acridomyia*, autres Anthomyiidés acridiophages dont le comportement imaginal est similaire de celui d'*Acyglossa pollinosa* bien que leurs hôtes soient des Caelifères. Il constitue un exemple intéressant de l'*host feeding* car il n'apparaît pas, à l'inverse des Hyménoptères parasites, comme une déviation du comportement de ponte. Tout au contraire, la perforation buccale et le prélèvement d'hémolymphe précèdent la ponte dans le corps de l'hôte. Celle-ci n'est peut-être que la conséquence de ces phénomènes initiaux.

Les femelles d'*Acyglossa pollinosa* acceptent de déposer leurs œufs dans des tronçons du corps de l'hôte, expérimentalement sectionné. On voit volontiers dans la facilité avec laquelle on obtient, dans ces conditions, le dépôt des œufs — ceux-ci ne se développant pas dans ces fragments qui se décomposent rapidement — le comportement vestigial d'un saprophage.

Quoi qu'il en soit, j'ai utilisé cette opportunité pour soumettre le comportement imaginal de la ponte à une étude approfondie.

Par une série d'expériences d'infestation de *Barbitistes* tronçonnés ou de leurres divers et également avec des parasites aux yeux vernis, j'ai pu préciser plusieurs éléments de la reconnaissance spécifique. Celle-ci résulte essentiellement de la coopération de stimuli olfactifs et visuels. Parmi ces derniers, c'est la silhouette générale du corps plutôt qu'une partie déterminée qui joue le rôle principal. L'orientation de la femelle par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'hôte — qui a'est révélée une phase constante du comportement de ponte — se fait également à partir d'une somme d'éléments morphologiques. J'ai, par ailleurs, précisé expérimentalement la nature des stimuli qui provoquent quelques-uns des réflexes de la séquence du comportement d'infestation. Le contact de l'oviscapte avec l'hémolymphe suintant de la perforation pratiquée avec la trompe permet normalement la découverte de la blessure. L'ovojection est déclenchée par la stimulation conjointe due à l'introduction de l'oviscapte au sein de la plaie et à son contact avec l'hémolymphe.

Le comportement de ponte d'*Acyglossa pollinosa* est constitué par une série de phases (prise de possession de l'hôte et de la posture de perforation, perforation buccale, retournement de 180°, recherche avec l'oviscapte de l'orifice, ovojection) se déroulant dans un ordre déterminé. Certaines phases — telle la perforation buccale — peuvent être supprimées par suite de l'interférence expérimentale ou naturelle des stimuli. J'ai fréquemment observé la ponte directe, sans perforation buccale préalable, dans la section d'un hôte tronçonné, à la suite du contact accidentel de l'oviscapte avec la plaie. Lors d'attaques successives, la ponte peut également avoir lieu directement dans l'un des orifices pratiqués antérieurement — la perforation buccale est alors supprimée d'emblée.

La vie préimaginale débute avec l'incubation des œufs qui a lieu dans l'hémocœle de l'hôte.

Un phénomène curieux, et vérifié à maintes reprises, réside dans l'étalement du développement embryonnaire des divers œufs déposés lors d'une ovojection. Ce fait, qui a de multiples répercussions sur la vie larvaire, est encore inexpliqué; je n'ai pu en découvrir l'origine dans la physiologie de cette espèce et ne peux que le rapprocher des retards à l'éclosion, phénomènes constants signalés chez divers Anthomyiidés phytophages.

Les premières larves I apparaissent vers le 11e jour après le dépôt des œufs, mais j'en ai observé jusqu'au 36e jour. Le régime des larves aux différents stades est, sans doute, hématophage ou hémato-stéatophage. Dans les conditions de mes observations, je n'ai jamais noté de phase de sarcophagie. On ne relève pas davantage de localisation stricte ou de fixation des larves qui se rencontrent dans tout l'hémocœle de l'hôte. En revanche, le grégarisme larvaire est de règle; il résulte du comportement maternel de ponte et de l'absence de concurrence entre les larves comme l'atteste la faiblesse de leur taux de mortalité. La disparité d'âge des larves constatée est uniquement due à l'échelonnement du développement embryonnaire qui se retrouve au moment de la sortie du parasite. Celle-ci s'effectue à travers la membrane collaire. Plusieurs larves, en moyenne le tiers du nombre total, parviennent à leur maturité et leur émergence s'étale de 1 à 18 jours. L'hôte finit par succomber ce qui entraîne la mort des parasites retardataires. Une fois libres, les larves ne tardent pas à se nymphoser et à entrer en diapause. Les puparia qui constituent la forme de résistance de cette espèce, demeurent dans le sol tout l'hiver, et peut-être davantage.

Source : MNHN, Paris

La réaction de l'hôte au parasite est quasi nulle. Le parasite, en revanche, ralentit de 2 à 3 jours le développement de l'hôte. Ce dernier étant infesté à l'état préimaginal, l'action du parasite sur l'activité génitale est nulle. Je n'ai constaté aucun effet sur la multiplication des gonocytes. Toutefois, lorsque l'infestation est tardive et l'action du parasite se prolonge suffisamment durant la vie imaginale et durant la période prépubertaire de l'activité ovarienne, l'on peut assister à un ralentissement de la croissance ovocytaire et dans quelques cas à son arrêt. La spermatogenèse n'est jamais perturbée. Les sorties répétées des larves provoquent la mort de 80 % des hôtes.

Acyglossa pollinosa apparaît comme un entomophage dont le comportement maternel est élaboré et intimement lié à l'hôte, alors que la vie larvaire endoparasitaire est des plus simples.

J'étudie dans le chapitre III la biologie de trois espèces d'*Acemyiina*. Les Tachinidés de cette sous-tribu n'étaient pas totalement ignorés, mais leur propagation *in vitro*, qui jusqu'ici avait échoué, m'a permis d'apporter une contribution inédite à leur connaissance.

Ceracia mucronifera Rond., élevée d'*Anacridium aegyptium* L., est une espèce plurivoltine (4 générations *in vitro*). La dernière génération passe l'hiver au stade 1 dans l'hôte.

Les données que j'ai réunies sur la vie imaginale sont toutes originales. Les mâles éclosent les premiers. L'accouplement se produit nécessairement dans les trois premiers jours qui suivent l'émergence des femelles. Les deux ovaires contiennent de 120 à 160 œufs, macrotypes, plan convexes, tous mûrs dès l'imaginalisation. La descente des œufs dans l'utérus, déclenchée par le coït, s'effectue en un peu plus de 8 heures; la fécondation, qui intervient au fur et à mesure de la descente des œufs dans les voies génitales et lors du passage dans le récessus de fécondation, est achevée dans les mêmes temps. L'incubation a lieu dans l'utérus, où les œufs sont empilés en deux colonnes, et dure de 4 à 5 jours. Les œufs expulsés contiennent des larves prêtes à éclore. Le comportement de ponte est simple; la femelle se précipite sur l'hôte, le frôle de son oviscapte et dépose plusieurs œufs à la fois (6 à 10 en moyenne), généralement alignés et collés sur les parties découvertes les plus diverses du corps de l'hôte et tout particulièrement les plus exposées (pronotum, tête, pattes, abdomen).

J'ai précisé la vie préimaginale sur de nombreux points. Les larves dès le dépôt des œufs commencent à forer le chorion et le tégument sous-jacent; l'éclosion et la pénétration ont lieu simultanément. Un collage correct de l'œuf et une irrigation convenable de la région du corps de l'hôte sous-jacente sont deux conditions indispensables à la pénétration. La larve I qui séjourne, sans localisation stricte, dans la cavité générale de l'hôte est obligée d'accomplir avant d'y parvenir, lorsque l'œuf est déposé sur un appendice, un déplacement important. Elle vit environ une semaine et se nourrit d'hémolymphe. La larve II, après une phase libre, s'attache sur une trachée thoracique ou abdominale par l'intermédiaire d'un siphon respiratoire secondaire et cela que l'hôte soit larvaire ou adulte. Chez l'hôte larvaire, les trachées les plus utilisées sont celles issues des stigmates pro-mésothoraciques, chez l'hôte adulte ce sont les trachées abdominales. Ces choix paraissent déterminés par l'accessibilité et la taille des diverses trachées, variables avec le stade de l'hôte. Le siphon, normalement trachéen, peut, lorsque l'hôte est trop petit et par suite ses trachées trop étroites, devenir tégumentaire. Une particularité de la vie endoparasitaire des *Acemyiina*, que j'ai mise en évidence, réside dans l'élimination progressive et continue d'excréments — provenant de la digestion du corps gras de l'hôte — qui débute dès le stade II et se poursuit jusqu'à la fin de la vie du stade suivant. Ces formations excrémentielles s'accumulent sur le pourtour du siphon en lisière duquel s'ouvre l'anus. La vie larvaire, qui s'achève par une phase de sarcophagie, dure de 10 à 25 jours. Du fait même des modalités de la ponte plusieurs larves infestent simultanément l'hôte et peuvent arriver au terme de leur développement; cependant certaines meurent des suites de cette cohabitation. Arrivées à maturité, elles sortent à travers des membranes intersegmentaires diverses et s'empupent tout de suite en surface du sol. La période nymphale est de 10 à 12 jours.

Les réactions de l'hôte à la présence du parasite se manifestent, outre la siphonogenèse, par des phénomènes d'encapsulements qui affectent essentiellement les larves affaiblies par le surparasitisme. La brièveté du développement larvaire et la mort immédiate de l'hôte, consécutive aux lésions dues à la sarcophagie et à la sortie du parasite, ne m'ont pas permis de constater une réelle influence du parasite sur la croissance de l'hôte. En revanche, les larves de la génération hivernante assurent une castration parasitaire totale des femelles en empêchant la vitellogenèse de débuter.

Source : MNHN, Paris

Ceracia mucronifera apparaît dans la nature comme un parasite monophage, alors qu'*in vitro*, il attaque de nombreux Acridiens dans lesquels il se développe. La monophagie constatée dans la nature résulte, sans doute, d'une coïncidence micro-spatiale (*i. e.* écologique) particulière entre le parasite et son hôte mais je n'ai pu en apporter de preuve irréfutable.

La biologie larvaire d'*Acemyia acuticornis* Meig. était partiellement connue. La biologie de cette espèce diffère peu de la précédente. Les œufs, mûrs dès l'imaginalisation, descendent dans l'utérus où a lieu l'incubation. Plan convexes, macrotypes, complètement incubés, ils sont collés par la femelle aur les diverses régions du corps d'un hôte généralement adulte. Le nombre d'œufs placés sur un hôte est plus faible que chez *Ceracia mucronifera*.

La vie larvaire est également voisine de celle de l'espèce précédente. Le grégarisme larvaire est toutefois plus réduit. *Acemyia acuticornis* est une espèce polyphage (j'ai signalé plusieurs hôtes nouveaux qui s'ajoutent aux 16 déjà connus) et probablement plurivoltine.

J'ai décrit sommairement la biologie de *Myiothyria benoisti* Mesn. jusqu'ici totalement ignorée. L'hôte principal est *Pyrgomorpha conica* Oliv. mais je l'ai également obtenue de *Chorthippus sp.* La vie imaginale n'est pas connue, la vie larvaire est similaire de celle des espèces précédentes. Seule la phénologie se singularise par un développement qui a lieu, au moins pour une génération, en hiver dans l'hôte larvaire.

Les *Acemyiina* dont j'ai montré l'ovolarviparité ne peuvent être maintenus dans le « groupe parasitique I » de PANTEL.

Le chapitre IV traite de la biologie de *Plesiocœstrus leonidei* Mesnil. Les données présentées sont d'autant plus intéressantes que l'on ne connaissait jusqu'ici que la vie d'une seule espèce d'*Ormiini* et encore sommairement. Les *Ormiini* constituent une tribu de Tachinidés singuliers et énigmatiques sous les rapports les plus divers : morphologique, taxinomique, biogéographique et biologique. La découverte de cette espèce dans *Ephippiger ephippiger* Fiebig et quelques autres *Ensifera* provenant du massif de la Sainte-Baume m'a permis de confirmer l'acridiophagie des *Ormiini*.

La vie imaginale est ignorée, cependant l'existence de planidia cuirassés laisse supposer, comme chez les autres *Ormiini*, la larviparité. En revanche, j'ai observé des planidia en partie engagés à travers le tégument de l'hôte, ce qui constitue le premier fait étayant l'hypothèse de leur pénétration active.

La vie endoparasitaire présente plusieurs particularités. Les planidia de *P. leonidei*, une fois parvenus dans la cavité générale, s'installent à l'intérieur des muscles du thorax et quelquefois de l'abdomen. Ils y demeurent jusqu'à la mue I — II inclusivement (les exuvies I se retrouvent dans les muscles) qui se produit après que les individus aient subi une croissance notable (ils quadruplent leur taille). La localisation endomusculaire n'était pas connue chez les Diptères acridiophages. Les jeunes larves II, après une période de vie libre, ouvrent un pore respiratoire cutané à travers les membranes pleurales, voire les sternites de l'abdomen, ce qui induit en ce lieu la formation, chez l'hôte adulte aussi bien que larvaire, d'un siphon respiratoire secondaire complètement clos. Ce siphon, qui enferme le parasite, est ultérieurement percé à son extrémité distale. La nutrition des larves est hémato-stéatophage avec une phase de sarcophagie finale qui s'accompagne du rejet dans l'hôte de volumineux cordons de déjection atteignant 10 cm de long. Les larves mûres sortent à travers les membranes pleurales de l'abdomen et s'empupent dans le sol.

Les réactions de l'hôte à la présence du parasite se traduisent, outre l'édification d'un siphon, par de fréquents phénomènes d'encapsulements dont j'ai vérifié l'origine bémocytaire. Les lésions internes dues à la sarcophagie se révèlent importantes; en revanche, la spermatogenèse se déroule normalement. L'hôte succombe à la sortie des larves.

Plesiocœstrus leonidei ainsi que les autres *Ormiini* signalés paraissent inféodés aux *Ensifera* et montrent une prédilection nette pour les hôtes de sexe mâle. Mais je n'ai pu élucider les causes de cette spécificité liée au sexe.

L'étude du Némestrinidé *Symmictus costatus* Loew a fait l'objet du chapitre V. Bien que six espèces acridiophages seulement aient leur biologie connue, *S. costatus* avait donné lieu à deux notes. Mais nombre de problèmes restaient à résoudre. Parmi ceux auxquels j'ai apporté une réponse, il convient de citer les modalités de la ponte, la pénétration des planidia, l'édification du pore, l'origine du tube respiratoire, les interactions dans le couple hôte/parasite, etc.

Source : MNHN, Paris

Mes observations sur le terrain de la vie imaginale de *S. costatus* sont entièrement originales et ont contribué à préciser certains aspects de la biologie des Némestrinidés.

Symmictus costatus a été élevé d'Acridiens, en particulier *Dociostaurus maroccanus*, dans la plaine désertique de Crau. Les imagos, très localisés dans le temps et dans l'espace, sont rassemblés dans de petites stations et volent du début juin au début juillet. Plusieurs centaines de femelles et quelques mâles se rencontrent annuellement. *S. costatus* ne se nourrit pas et se déplace peu. Après l'émergence imaginale (l'accouplement n'est pas connu), les femelles vont passer leur existence, qui n'excède pas une semaine, à pondre; elles déposent leurs œufs non incubés sur des supports de l'aire de l'hôte et demeurent la nuit en ces lieux. Le matin, dès que le soleil paraît, elles vont rejoindre les mâles sur la végétation herbacée environnante, puis elles retournent pondre vers 10 heures lorsque la température est suffisamment élevée. Elles restent alors de longues heures immobiles à déposer leurs œufs. La fécondité est énorme : 3 000-4 000 œufs. Les lieux de ponte, question d'importance chez les Némestrinidés, sont, chez *S. costatus*, représentés par les petites cavités des supports de bois (arbres morts, poteaux de clôture) ou de pierre (murs) et non celles de la végétstion herbacée (chaumes de Graminées) pourtant abondante dans la localité. J'ai prouvé la réalité de l'attirance des femelles vers les supports élevés, sur lesquels elles se réunissent pour pondre.

L'incubation des œufs dure environ 10 jours, les jeunes planidia sont disséminés passivement (pesanteur, vent) et surtout activement (déplacement par sauts). La concentration des femelles sur les supports de ponte en nombre limité, la quantité considérable d'œufs déposés, aboutissent à l'accumulation d'un nombre élevé de germes infestants, en des stations de surface réduite (500 m²) que j'ai pour ces raisons qualifiées de « foyers parasitogènes».

La pénétration s'effectue à travers les membranes minces, voire par l'ouverture stigmatique.

De la vie préimaginale je rappellerai les faits saillants.

Le planidium, après avoir pénétré dans la cavité générale, s'introduit dans une lumière trachéenne et y séjourne près d'une semaine. Puis il remonte vers l'atrium qu'il perce juste sous le tégument, afin d'aller y creuser un pore respiratoire. Ce comportement explique que les pores cutanés se situent toujours au voisinage d'un stigmate. A partir du pore s'édifie un tube respiratoire, propre à tous les Némestrinidés acridiophages, remarquable par sa spiralisation et sa longueur (20 mm) et dont l'origine hémocytaire est des plus probables. Les pores de *Symmictus costatus* s'ouvrent essentiellement à travers la membrane tympanique, mais aussi à travers les membranes pro-mésothoraciques et les membranes pleurales abdominales, quelquefois directement sur les atriums trachéens, voire sur une ramification trachéenne éloignée du stigmate. L'étude de ces variations des modalités d'édification du pore de *S. costatus* a permis d'entrevoir ce que pourrait être l'évolution phylogenétique des processus de fixation des Némestrinidés chez qui les pores apparaissent actuellement tantôt trachéens tantôt cutanés. Le tube respiratoire se forme aussi bien chez l'hôte adulte que larvaire; chez ce dernier, j'ai montré qu'au moment de la mue le tube restait fonctionnel et subissait un simple déplacement. Les 4 stades larvaires demeurent fixés et leur exuvie se retrouve contre le tube. Le régime hémato-stéatophage devient sarcophage à partir du stade IV. Il y a fréquemment surparasitisme, mais les larves de *S. costatus* montrent des mœurs solitaires et tous les individus surnuméraires sont éliminés par suite des traumatismes subis. La vie endoparasitaire dure de 30 à 40 jours.

Les larves mûres sortent à travers les membranes pleurales de l'abdomen, s'enterrent et entrent en diapause. Ce stade constitue la forme de résistance de cette espèce univoltine. La nymphose survient au bout d'un an et selon les circonstances au bout de 2 ou 3 ans, peut-être davantage. La nymphe qui se forme 20 à 30 jours avant l'émergence imaginale, libre et mobile, remonte en surface.

Les réactions de l'hôte à la présence du parasite sont nettes : outre la siphonogenèse, on assiste à de fréquents encapsulements; dans certains cas c'est le tube respiratoire qui évolue en capsule. L'action du parasite sur l'hôte est notable, outre les lésions dues à la sarcophagie, on note la castration des femelles qui sont infestées *grosso modo* à la période prépubertaire de leur activité ovarienne. On assiste à l'arrêt de la vitellogenèse et à la dégénérescence des ovocytes vitellins qui ont pu se constituer avant que l'influence du parasite se fasse sentir (période de latence). En revanche, la spermatogenèse n'est pas perturbée. L'action létale est importante.

Les planidia de *Symmictus costatus* infestent divers *Acridoidea* qui n'offrent pas tous une « *suitability* » identique; chez *Oedaleus decorus* le parasite meurt dès sa pénétration.

Source : MNHN, Paris

Le chapitre VI est consacré à une revue comparative et méthodique des différents aspects de la biologie des Diptères acridiophages connus d'après les données bibliographiques et les résultats de mes recherches.

Les Diptères acridiophages se rencontrent, très inégalement d'ailleurs, dens six groupes taxinomiques différents : Némestrinidés, Anthomyiidés, Sarcophagidés, *Acemyiina*, *Ormiini* et *Gynandromyiini*.

Leur étude comparative m'a conduit aux conclusions suivantes :

1° Les données sur les Diptères acridiophages dans leur milieu naturel demeurent insuffisantes. Elles revêtent pourtant un intérêt particulier, la distribution géographique, l'écologie, la phénologie, les comportements de nutrition et de relation étant les éléments indispensables, entre autres, à une bonne connaissance de la coïncidence spatio-temporelle des cycles hôte/parasite et de l'« *host discovery* » qui représentent deux facteurs importants de la spécificité parasitaire;

2° L'étude de la sexualité et des comportements d'infestation a été, en revanche, des plus instructives. La vie imaginale de certains Diptères acridiophages s'écoule sans grands rapports avec le parasitisme alors que chez d'autres la femelle recherche l'hôte afin de lui confier sa descendence. Ainsi les Némestrinidés — peut-être les *Ormiini* — déposent leurs germes loin de l'hôte. Les autres Diptères acridiophages les placent aur, voire daus, le corps de l'hôte. Chez ceux-ci, les comportements d'infestation apparaissent d'autant plus complexes que s'accroît la dépendence entre l'Orthoptère et le Diptère. Chez les Anthomyiidés, où l'on rencontre les liens les plus étroits, la femelle utilise l'hôte pour déposer ses œufs et se nourrir.

Certaines espèces (Némestrinidés, *Ormiini*) ont une fécondité très élevée, d'autres (Anthomyiidés, Sarcophagidés, *Acemyiina*) plus faible; les uns déposent des œufs non embryonnés (Anthomyiidés, Némestrinidés), d'autres incubés (*Acemyiina*, *Gynandromyiini*), voire des larves (Sarcophagidés, *Ormiini*). La nature des germes distribués est indépendante de leur nombre et du comportement d'infestation mais est liée au degré d'incubation des œufs au moment de leur dépôt et par suite à la présence d'un utérus;

3° La vie préimaginale comporte trois phases de signification parasitologique différente.

La phase préparasitaire montre la plus grande diversité; elle se déroule dans les voies génitales maternelles, le milieu extérieur et le milieu hôte. Tous les Diptères acridiophages ne passent pas forcément et également par ces trois milieux qui conditionnent la vie du parasite. De ce point de vue, on peut opposer les espèces chez qui la phase préparasitaire est essentiellement proxénique libre, c'est-à-dire se situe loin de l'hôte, et celles où elle est paraxénique, c'est-à-dire se déroule sur l'hôte. L'existence de chacune de ces deux phases est déterminée par la physiologie de la fonction femelle et par le comportement maternel d'infestation.

La phase proxénique peut comporter une période utérine (chez les espèces qui déposent des germes incubés) et une période libre lorsque ces germes sont placés par les femelles loin de l'hôte. Les larves, de type planidiforme, qui se retrouvent alors dans le milieu extérieur sont appelées à y survivre, à se déplacer à la recherche de l'hôte et à pénétrer par leurs propres moyens. De telles larves sont résistantes; elles peuvent être cuirassées (*Ormiini*) et posséder des soies locomotrices (Némestrinidés).

La phase paraxénique existe d'une manière relativement durable lorsque la femelle du parasite s'intéresse à l'hôte et expulse ses germes sur son corps. Chez les espèces larvipares (Sarcophagidés), la durée de cette phase apparaît d'autant plus brève que le comportement de larviposition est précis. La larve, projetée au hasard sur le corps de l'hôte, se montre capable de survivre plusieurs heures à l'extérieur, de rechercher un lieu convenable à la pénétration et de s'introduire dans l'hémocœle par ses propres moyens. Si elle est déposée avec précision au point même où elle doit s'introduire, la phase paraxénique se réduit à la pénétration, et la survie dans le milieu extérieur n'excède pas quelques minutes. Chez les espèces ovipares (*Acemyiina*, *Gynandromyiini*), qui émettent des œufs complètement incubés sur le corps de l'hôte, la phase paraxénique se confond avec la durée de l'éclosion-pénétration. La larve n'a plus à supporter les conditions du milieu extérieur ni à rechercher l'emplacement favorable à la pénétration.

Les phénomènes biologiques, propres aux diverses phases de la vie préparasitaire, entraînent des comportements particuliers des larves néonates et des adaptations morphologiques et physiologiques des œufs et de ces larves. Les caractères de spécialisation, marqués

Source : MNHN, Paris

chez les Némestrinidés et les *Ormiini*, s'affaiblissent au fur et à mesure que les rapports entre la femelle et l'hôte deviennent plus étroits et que les œufs et les larves 1 ont un rôle dont l'importance décroît (*Acemyiina*, Sarcophagidés). Ils disparaissent chez les Anthomyiidés dont les femelles placent d'emblée les œufs dans le corps de l'hôte.

La phase endoparasitaire ou endoxénique est, par suite de la disparition de l'influence maternelle, plus homogène que la phase précédente. Cependant l'influence du milieu intérieur de l'hôte ne supprime pas toutes les dissemblances. La vie endoparasitaire est en effet marquée par l'existence de phénomènes biologiques nombreux et complexes.

La nutrition des larves est généralement hématophage ou hémato-stéatophage mais une sarcophagie finale est fréquente, elle manque, semble-t-il, chez les Anthomyiidés. Certaines larves se déplacent, d'autres sont localisées, parfois étroitement (stade 1 endomusculaire de *Plesiocœstrus leonidei*, séjour des planidia de Némestrinidés dans les trachées). Plusieurs espèces ont des larves grégaires (Anthomyiidés, divers *Acemyiina*), d'autres solitaires (Némestrinidés). Certaines ouvrent des pores respiratoires et induisent la formation de siphons, qui peuvent être cutanés (*Ormiini-Glaurocarini*, *Gynandromyiini*, certains Némestrinidés) ou trachéens (*Acemyiina*, autres Némestrinidés), d'autres ne forment pas de pore et ne provoquent jamais l'apparition d'un siphon (Anthomyiidés, Sarcophagidés).

Les différences dans les modalités de la vie endoparasitaire des Diptères acridiophages permettent d'opposer d'une manière nette : les Némestrinidés et les Tachinidés d'une part, aux Anthomyiidés et aux Sarcophagidés d'autre part. Chez les premiers, l'existence d'une localisation, parfois précoce, de l'ouverture d'un pore et de l'induction d'un siphon dénote des exigences physiologiques variées et complexes qui font défaut chez les seconds.

La phase post-parasitaire ou métaxénique est la plus homogène; les larves mûres quittent toutes l'hôte à travers des membranes articulaires. La nymphose a lieu dans le sol mais ne survient pas immédiatement chez les Sarcophagidés et les Némestrinidés dont les larves en hivernage peuvent demeurer à l'état de vie ralentie ou de diapause pendant des mois, voire plusieurs années;

4° Des interactions dans les couples hôte/parasite, il convient de retenir que les réactions de l'hôte à la présence d'un parasite habituel (siphonogenèse) ou inhabituel (encapsulement) apparaissent d'autant plus marquées que les exigences larvaires sont complexes : importantes en présence des Némestrinidés et des Tachinidés, elles sont faibles ou nulles avec les Anthomyiidés ou les Sarcophagidés.

En revanche, l'action du parasite, notamment l'action indirecte, ne paraît pas ou peu spécifique. La spermatogenèse n'est jamais perturbée. La castration parasitaire des femelles par arrêt de la vitellogenèse ou dégénérescence vitelline est sensiblement indépendante de l'espèce parasite mais fonction de l'instant auquel se situe l'infestation par rapport au stade d'évolution de l'activité ovarienne;

5° La spécificité parasitaire des Diptères acridiophages ne révèle pas de caractère propre qui la distingue de celle des autres entomophages. Le *Wirtskreis* est variable en fonction de l'espèce. Toutefois les *Ormiini* paraissent inféodés aux *Ensifera*. Les origines de la spécificité sont maternelles (*host discovery* et *host selection*) ou larvaires (*host suitability*).

De l'ensemble des remarques précédentes on peut dégager deux conclusions importantes :

1° L'exploitation d'hôtes communs, les Orthoptères, n'a pas conféré à la biologie des divers Diptères parasites la moindre homogénéité que l'on puisse interpréter comme caractère propre aux acridiophages et ayant la valeur de phénomène de convergence. Tout au contraire, les caractères biologiques et parasitologiques enregistrés *sont propres à chaque groupe de parasites et ne dépendent pas de la nature taxinomique des hôtes.*

2° A travers la diversité biologique des Diptères acridiophages, il est possible de distinguer 3 catégories de parasites :

— des parasites aux comportements maternels rudimentaires mais aux exigences larvaires multiples (Némestrinidés, *Ormiini*);

— des parasites aux comportements maternels complexes mais aux exigences larvaires faibles (Anthomyiidés, Sarcophagidés);

— des parasites qui présentent à la fois des comportements maternels et larvaires fort élaborés (Tachinidés).

Source : MNHN, Paris

La considération de ces parasites aux modes de vie aussi diamétralement opposés conduit à penser que, *chez les Diptères acridiophages, l'origine du parasitisme protélien est double.*

Pour ceux de la première catégorie, l'origine est larvaire; chez les Némestrinidés ce sont, de toute évidence, les larves qui infestent l'hôte et se sont adaptées à la vie parasitaire.

Pour ceux de la deuxième catégorie, l'origine est maternelle; le parasitisme larvaire est passif et résulte du comportement des femelles. Cela paraît nettement chez les Anthomyiidés où les œufs sont introduits dans le corps de l'hôte par la femelle et chez qui le développement larvaire, des plus simples, fait songer à celui des saprophages se développant dans un milieu organique. Cette origine maternelle paraît corroborée par la perforation buccale, utilisée d'abord pour la nutrition imaginale et mise ensuite à profit pour la ponte. Elle est encore attestée par la facilité avec laquelle *Acyglossa pollinosa* dépose ses œufs dans des hôtes expérimentalement tronçonnés. Certes, les stades préimaginaux des Anthomyiidés ne sont plus saprophages. Ils ne peuvent se développer dans des matières organiques en décomposition et sont donc adaptés au parasitisme; mais cette adaptation est faible, peut-être récente.

Chez les *Acemyiina* et les *Gynandromyiini*, qui sont parasites autant par leurs imagos que par leurs larves et qui apparaissent comme les acridiophages les plus spécialisés, l'origine du parasitisme, sans doute éloignée dans le temps, paraît difficile à préciser.

Ces hypothèses, quant à l'origine du parasitisme protélien, quoique basées sur un nombre limité d'espèces, ont le mérite de montrer tout l'intérêt qui peut ressortir : 1° de l'étude de tous les aspects biologiques d'un entomophage; 2° de la comparaison des divers entomophages, ainsi connus, entre eux.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE [1]

Abrard R. (1948). Géologie de la France. 1 vol. in-8, Paris (Payot), 1948, 607 p.

Adam H. (1965). Die hämocytären Abwehrreaktionen des Blutes von *Strongylogaster xanthoceros* (Stephens) und *Strongylogaster lineata* (Christ) gegen die endoparasitische Ichneumonide *Mesoleius niger* (Gravenhorst) [*Hymenoptera : Tenthredinidae* und *Ichneumonidae*]. *Beitr. z. Ent., 15,* 1965, p. 893-965, tabl. 1-18, pl. I-IX.

Albertoni A. (1962). Ricerche sulla specificità parassitaria di alcuni Ditteri Larvevoridi parassiti di Coleotteri Crisomelidi. *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 26,* 1962, p. 273-288.

Albrecht F. O. (1953). The anatomy of the Migratory Locust. 1 vol., London (The Athlone Press), 1953, 118 p.

Aldrich J. M. (1914). Description of *Sarcophaga Kellyi n. sp. Journ. Agr. Res., 2,* 1914, p. 443-445.

(1927 *a*). A new species of *Oedematocera* reared from the Tropical Migratory locust (*Diptera*). *Proc. ent. Soc. Washington, 29,* n° 1, 1927, p. 17-18.

(1927 *b*). The Dipterous parasites of the Migratory Locust of Tropical America, *Schistocerca paranensis* Burmeister. *Journ. econ. Ent., 20,* 1927, p. 588-593.

(1928). A new species of *Oedematocera* with notes on *Schistocercophaga* Townsend (*Dip. : Tachinidae*). *Ent. News, 39,* 1928, p. 301-304.

(1933). Notes on the Tachinid genus *Ceracia* Rondani (*Diptera*), with a new species from the Philippines. *Proc. ent. Soc. Washington, 35,* n° 1, 1933, p. 9-10.

Alvarez Sanchez J. (1964). Sobre el ciclo biológico de *Anacridium aegyptium* L. en Madrid. *Bol. r. Soc. esp. Hist. Nat.* (*Biol.*), *62,* 1964, p. 191-198, fig. 1-3.

Arias J. (1911). *Symmictus costatus* Loew, y *Dicrotrypana flavopilosa* Bigot. *Bol. r. Soc. esp. Hist. Nat.,* 1911, p. 560-567.

(1913). Dipteros de España, Fam. *Nemestrinidae. Trab. Mus. nac. Cien. nat. Madrid, ser. Zool., 13,* 1913, p. 3-33, 7 pl.

Arnaud P. H. (1954). *Hilarella hilarella* (Zetterstedt) [*Diptera : Sarcophagidae*] parasitic npon a Rhaphidophorid (*Orthoptera : Gryllacrididae*). *Canad. Ent., 86,* 1954, p. 135-136, fig. 1-2.

Arnaud P. H. & Rentz D. C. (1965). *Ceracia dentata* a parasite of *Chimarocephala pacifica pacifica* in California. *Pan-Pacif. Ent., 41,* n° 3, 1965, p. 204-206, fig. 1.

Arnoux J. & Remaudière G. (1946). Étude préliminaire sur *Acridomyia sacharovi* Stack. (*Dipt. Muscidae*) parasite en France de *Locusta migratoria* L. *Bull. Soc. ent. Fr., 51,* 1946, p. 53-62, fig. 1-3.

Azam J. & Finot A. (1888). Catalogue des Orthoptères observés jusqu'à ce jour dans les départements du Var et des Alpes-maritimes. 1 vol., Draguignan (C. et A. Latil), 1888, 31 p.

Baranov N. (1924). « Une Monche parasite (*Blaesoxipha lineata*) du Criquet marocain (*Dociostaurus maroccanus*) ». *Glasn. Minist. Polop. i. Voda, 2,* 1924, p. 40-52, 2 pl. (en serbe).

(1925). *Blaesoxipha lineata* Fall., parasite du *Dociostaurus maroccanus* Thunb. *Déf. des Plant.,* Leningrad, *2,* 1925, p. 130-138 (en russe).

Bartlett B. R. (1964). Patterns in the Host-Feeding Habit of Adult Parasitic Hymenoptera. *Ann. ent. Soc. America, 57,* 1964, p. 344-350.

Beard R.L. (1942). On the formation of the tracheal funnel in *Anasa tristis* De G. induced by the parasite *Trichopoda pennipes* Fabr. *Ann. ent. Soc. America, 35,* 1942, p. 68-72, fig. 1-2.

Becker Th. (1908). Dipteren der Kanarischen Inseln. *Mitt. aus. d. zool. Mus. Berlin, 4,* 1908, p. 1-180.

Belanovsky I. D. (1953). Takhini oukraïnskoï SSR. Tchasti II. 1 vol. in-8°, Kiev (Akad. Nauk. Oukr. SSR, Instit. Zool.), 1953, p. 1-240, fig.1-95 (en russe).

Bequaert J. (1932). The *Nemestrinidae* (*Diptera*) in the V. v. Röder collection. *Zool. Anzeiger, 100,* 1932, p. 13-33.

(1934). Notes on American *Nemestrinidae*, second paper. *Journ. New York ent. Soc., 42,* 1934, p. 163-184.

(1935). Oriental *Nemestrinidae. Psyche, 42,* n° 3, 1935, p. 123-141.

1. Les ouvrages qui n'ont pas été consultés directement sont marqués d'un astérisque placé après le nom de l'auteur.

Source : MNHN, Paris

(1947). Catalogue of Recent and Fossil *Nemestrinidae* of America North of Mexico. *Psyche, 54,* n° 3, 1947, p. 194-207.

(1950). A Nemestrinid bred from a grasshopper in the United States. *Bull. Brooklyn ent. Soc., 45,* 1950, p. 104.

Berland L. (1951). Super-famille des *Ichneumonoidea. in* Grassé P. P., Traité de Zoologie, *X,* fasc. 1, 1951, p. 902-931.

(1951). Super-famille des *Bethyloidea. Ibid.,* fasc. 2, p. 976-987.

Betbeder-Matibet M. (1967). Note sur la biologie de *Diatraeophaga striatalis* Townsend Tachinaire parasite de *Proceras sacchariphagus* Boj. *Entomephaga, 12,* n° 2, 1967, p. 161-173, fig. 1-3, tabl. 1-3, rés. angl.

Bigot J. (1879). Les diagnoses de trois genres nouveaux de Diptères. *Bull. Soc. ent. Fr.,* 1879, p. 47-48.

(1881). Diptères nouveaux ou peu connus, XXIII. Tribus *Nemestrinidorum. Ann. Soc. ent. Fr.,* 1881, p. 13-21.

Biliotti É. (1955). Vie endoparasitaire et diapause chez *Phryxe secunda* BB. *C. R. Acad. Sc. Paris, 240,* 1955, p. 915-916.

(1956). Biologie de *Phryxe caudata* Rondani (*Dipt. Larvaevoridae*) parasite de la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr., 35,* 1956, p. 50-65.

(1958 *a*). Réaction de l'hôte au parasitisme par les larves de Tachinaires. *C. R. Acad. Sc. Paris, 247,* 1958, p. 1241-1243.

(1958 *b*). Éléments de la spécificité parasitaire chez les Tachinaires. *Proc. Xth int. Congr. Ent., Montréal* 1956, *4,* 1958, p. 751-757.

Biliotti É., Demolin G., Du Merle P. (1965). Parasitisme de la Processionnaire du Pin par *Villa quinquefasciata* Wied. *Apud* Meig. (*Dipt., Bombyliidae*). Importance du comportement de ponte du parasite. *Ann. Epiphyties, 16,* n° 3, 1965, p. 279-288, fig. 1-5, rés. angl.

Biliotti É. & Vago C. (1961). Caractères de l'« enkystement » des larves de *Tachinidae* dans les chenilles de Lépidoptères. *C. R. Acad. Sc. Paris, 252,* 1961, p. 3330-3332.

Blackith R. E. (1967). A Hymenopterous primary parasite of morabine grasshoppers. *Austr. Journ. Zool., 15,* 1967, p. 93-102.

Blanchard E. E. (1943). Un nuevo dexiido, *Ceracia subandina,* parásito de *Dichroplus arrogans* Stal. *Rev. Soc. ent. Argentina, 12,* n° 1, 1943, p. 19-21.

Bosch R., Van Den (1964). Encapsulation of the eggs of *Bathyplectes curculionis* (Thomson) [*Hymenoptera : Ichneumonidae*] in larvae of *Hypera brunneipennis* (Boheman) and *Hypera postica* (Gyllenhal) [*Coleoptera : Curculionidae*]. *Journ. Ins. Path., 6,* 1964, p. 343-367.

Brauer F. (1863). Monographie der Oestriden. Wien, 1863, 292 p.

(1883). Ergänzende Bemerkungen zu A. Handlirsch's Mittheilungen Über *Hirmoneura obscura* Mg. *Wien. ent. Zeitung, 2,* 1883, p. 25-26.

(1884). Zwei Parasiten des *Rhizotrogus solstitialis* aus der Ordnung der Dipteren. *K. Akad. Wiss. Sitz.-Ber.* Wien, *88,* (1883) 1884, p. 865-875.

Brauer F. & Bergenstamm J. (1889). Die Zweiflügler des kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der *Muscaria schizometopa* (*exclusive Anthomyidae*). Pars I. *Denksch. mat. nat. Cl. Kais. Akad. Wiss.,* Wien, *56,* 1889, p. 69-112.

(1891). Die Zweiflügler... V. Vorarbeiten... Pars II. *Ibid., 58,* 1891, p. 305-446.

Bruch C. (1917). Observaciones sobre « *Hirmoneura exotica* » Wiedem. (*Diptera*). *Physis, III,* 1917, p. 427-430, fig. 1-3.

Brunner von Wattenwyl C. (1882). Prodromus der Europäischen Orthopteren. Leipzig (Verlag von Wilhelm Engelmann), 1882, 466 p.

Buckell E. R.* (1945). The grasshopper outbreak of 1944 in British Colombia. *Canad. Ent., 77,* 1945, p. 115-116.

Buckell E. R. & Spencer G. J.* (1945). A preliminary list of the flesh flies of British Columbia. *Proc. ent. Soc. British Columbia, 42,* 1945, p. 6.

Burr M. (1910). A synopsis of the *Orthoptera* of Western Europe. London (Oliver Janson), 1910, 160 p.

Callot J. (1935). Première note sur les parasites des Sauterelles à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ann. Parasitol. hum. et comp., 13,* 1935, p. 193-202.

(1936). Note sur des *Acemyia,* Mouches parasites à l'état larvaire d'*Acridium aegyptium* et sur un Champignon hyperparasite. *Ibid., 14,* 1936, p. 327-329.

(1937). Sur les parasites des Sauterelles à Richelieu (Indre-et-Loire). *Ibid., 15,* 1937, p. 282.

Capelle K. J. (1966). Observations on the life history of *Ogcodes rufoabdominalis* in Northern Utah (*Diptera : Acroceridae*). *Journ. Kansas ent. Soc., 39,* n° 4, 1966, p. 641-649, fig. 1-7.

Cassier P. (1966 *a*). Effets de l'ablation d'un corps allate sur la fécondité et la descendance des femelles isolées du Criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R. & F.) [Insecte Orthoptéroide, *Acrididae*]. *Insectes Sociaux, Paris, 13,* n° 1, 1966, p. 17-28.

Source : MNHN, Paris

(1966 *b*). L'activité des Corps allates et la reproduction du Criquet migrateur africain « *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. ». *Bull. Soc. Zool. Fr., 91,* nº 2, 1966, p. 133-148.

Cejchan A. (1963). Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes. 10 Saltatoria. *Beitr. z. Ent., 13,* nº 7-8, 1963, p. 761-796.

Chaboussou F., Remaudière G., Roehrich R. & Verdier M. (1947). Évolution de l'invasion du Criquet migrateur (*Locusta migratoria* L.) dans les Landes de Gascogne en 1946. *C. R. Acad. Agric. Fr., 33,* 1947, p. 341-345.

Chaboussou F., Roehrich R., Barraud (?) & Beuneteau J. (1948). Le Criquet migrateur dans les Landes de Gascogne en 1948. *Rev. Zool. Agric. et Appl., numéro spécial,* 1948.

Chaboussou F., Roehrich R. & Labeyrie V. (1949). Régression de la pullulation du Criquet migrateur (*Locusta migratoria Gallica* Remaudière) dans les Landes de Gascogne en 1948. *C. R. Acad. Agric. Fr., 35,* 1949, p. 460-463.

Chaboussou F., Roehrich R. & Pons R. (1948). L'invasion du Criquet migrateur (*Locusta migratoria* L.) dans les Landes de Gascogne en 1947. *C. R. Acad. Agric. Fr., 34,* 1948, p. 170-174.

Chapman R. F. (1961). *Blaesoxipha binodosa* Curran (*Diptera : Calliphoridae*) parasiting *Cataloipus oberthuri* I. Bolivar (*Orthoptera : Acrididae*). *Proc. r. ent. Soc. London, ser. A, 36,* nº 4-6, 1961, p. 67-68.

(1962). *Ceracia nomadacridis* Van Emden (*Diptera : Tachinidae*) parasiting *Nomadacris septemfasciata* (Serville) [*Orthoptera : Acrididae*]. *Ibid., 37,* nº 4-6, 1962, p. 65-72.

Chopard L. (1938). La biologie des Orthoptères. 1 vol., Paris (Lechevalier), 1938, 541 p.

(1949). Ordre des Orthoptères. *In* Grassé P. P., Traité de Zoologie, *IX,* 1949, p. 617-722.

(1952). Orthoptéroïdes. 1 vol., Paris (Lechevalier), Faune de France, *56,* 1952, 359 p. (2e édit.).

Clausen C. P. (1940). Entomophagous insects. 1 vol. in-8º, New York (Mc Graw Hill), 1940, 688 p.

Colombo G. (1950). Osservazioni sulla biologia dell' *Anacridium aegyptium* L. (*Orthoptera*). *Boll. Zool., 17,* suppl., 1950, p. 443-447.

(1952). Ulteriori osservazioni sulla biologia e sulla genetica dell' « *Anacridium aegyptium* » L. (*Orthoptera*). *Rend. Accad. Naz. Lincei, ser. VIII, 12,* 1952, p. 203-207.

(1953). L'oogenesi negli Ortotteri I. *Acta Zoologica, 34,* 1953, p. 191-232.

(1955). L'oogenesi negli Ortotteri II. *Arch. Zool. Ital., 40,* 1955, p. 235-263.

(1956). Ricerche sulla biologia dell' *Anacridium aegyptium* L. (*Orthoptera, Catantopidae*). *Redia, 41,* 1956, p. 277-313.

Common I. F. B.* (1948). The yellow-winged locust, *Gastrimargus musicus* Fabr., in central Queensland. *Qd. Journ. agric. Sci., 5,* 1948, p. 153-219. (In *Rev. appl. Ent.,* A, 38 171.)

Coquillet D. W. (1897). Revision of the *Tachinidae* of America north of Mexico, a family of parasitic two-winged insects. *U. S. Dept. Agr., Bur. ent., Tech. ser., 7,* p. 1-156.

Corbel J. C. (1967). Revue des parasites d'Orthoptères. *Ann. biol., 6,* 1967, p. 391-426.

Corroy G. & Denizot G. (1943). La Provence occidentale. 1 vol., Paris (Hermann & Cie), *Act. sc. & industr. nº 967,* 1943, 182 p.

Crosskey R. W. (1961). The identity of *Doddiano mellea* (Wiedemann) and a Key to the oriental species of *Doddiana* Curran and *Glaurocara* Thomson (*Diptera : Tachinidae*). *Ann. a. Mag. nat. Hist., ser. 13, 4,* nº 47, 1961, p. 683-688.

(1965). The immature stages and affinities of the tachinid fly *Glaurocara flava,* a parasite of the african Bush-Cricket *Homorocoryphus nitidulus vicinus. Proc. zool. Soc. London, 144,* nº 2, 1965, p. 203-217, fig. 1-18, pl. I.

Crouzel I. S. de. (1944). First instar larva of *Acridiophaga caridei* (Bretbes) [*Diptera : Sarcophagidae*]. *Proc. ent. Soc. Washington, 46,* nº 9, 1944, p. 239-246.

(1950). Primer estadio larval de *Doringia acridiorum* (Weyenb.) [*Diptera : Sarcophagidae*]. *Arthropoda, 1,* nº 2-4, 1950, p. 291-297.

Crouzel I. S. de & Salavin R. G. (1943). Contribución al Estudio de los *Neorhynchocephalus* Argentinos (*Diptera : Nemestrinidae*). *Anal. Soc. Cient. Argentina, 136,* nº 4, 1943, p. 145-177, pl. 1-4.

(1961). Contribución a la biología de las *Sarcophagidae* (*Diptera*). *Rev. Inv. agric. Busnos Aires, 15,* nº 4, 1961, p. 649-671.

De Bach P. (1943). The Importance of Host-feeding by Adult Parasites in the Reduction of Host Populations. *Journ. econ. Ent., 36,* 1943, p. 647-658.

Delanoue P. & Arambourg Y. (1964). Relation entre la prise d'alimentation et le dépôt de l'œuf chez *Eupelmus urozonus* Dalm., (Hym. *Eupelmidae*), parasitant *Myopites stylata* Fabr. (Dip. *Tripetidae*). *Ann. Epiphyties, 15,* nº 3, 1964, p. 331.

Dietz R. A. (1953). Field notes on *Neorhynchocephalus sackenii* (Williston) in Missouri. *Bull. Brooklyn ent. Soc., 48,* 1953, p. 38-39.

Dirsh V. M. (1961). A preliminary revision of the families and subfamilies of *Acridoidea* (*Orthoptera, Insecta*). *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), ser. ent., London, 10,* nº 9, 1961, p. 351-419, fig. 1-34.

Source : MNHN, Paris

DIRSH V. M. & UVAROV B. P. (1953). Tree locuts of the genus *Anacridium* (*Orthoptera, Acrididae*). *Eos, Rev. esp. Ent., 29*, nº 1, 1953, p. 7-69, fig. 1-66.

DOTEN S. B.* (1911). Concerning the relation of food to the reproductive activity and longevity in certain Hymenopterous parasites. *Univ. Nev. Agr. Expt. Sta. Tech. Bull., 78*, 1911, p. 7-30. (Cité d'après SWEETMAN 1958.)

DREUX P. (1962). Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes françaises. *Ann. Sc. nat., Zool., 12e sér., 3*, (1961), p. 323-766, fig. 1-201.

DU MERLE P. (1966 *a*). Modalités de l'accouplement chez un Diptère *Bombyliidae, Villa quinquefasciata*. *Ann. Soc. ent. Fr., nouv. sér., 2*, nº 3, 1966, p. 1-7, fig. 1-8.

(1966 *b*). Modèle de esge permettant d'obtenir la ponte d'un Diptère *Bombyliidae, Villa quinquefasciata* Wied. *AP.* Meig. *Entomophaga, 11*, nº 3, 1966, p. 325-330, fig. 1-3, rés. angl.

DUPUIS C. (1953 *a*). Contributions à l'étude des *Phasiinae* cimicophages (*Diptera Larvaevoridae*). XVI. Varistions convergentes ou comparables de certains caractères imaginaux; signification taxonomique différente de ces variations selon les lignées. *Bull. Soc. zool. Fr., 78*, nº 5-6, 1953, p. 414-420.

(1953 *b*). Contributions à l'étude des *Phasiinae* cimicophages (*Diptera Larvaevoridae*). XV. Données sur les *Leucostomatina* et, en particulier, *Leucostoma analis* (Meigen) *s. st. Ann. Parasitol. hum. et comp., 28*, nº 1-2, 1953, p. 64-97, fig. 1-20 + pl. I-II.

(1963). Essai monographique sur les *Phasiinae* (Diptères Tachinaires parasites d'Hétéroptères). *Mém. Mus. nat. Hist. Nat., n. s., sér. A, Zool., 26*, 1963, p. 1-461, fig. 1-73.

(1965). Mélanisation des larves I d'*Helomyia lateralis* (Meigen) (*Diptera Phasiinae*) dans leur hôte naturel *Graphosoma italicum* (Müller) [*Hemiptera Heteroptera*]. *C. R. Acad. Sc. Paris, 261*, 1965, p. 4493-4495.

(1966 *a*). Problèmes actuels de la parasitologie comparée des entomophages. *Proc. of the first int. Congr. of Parasitology* (*Rome 1964*), *I*, 1966, p. 604-605.

(1966 *b*). Résumé des discussions. *Ibid., p.* 619.

EADES D. C. (1964). General biology and geographic variation of *Ceuthophilus guttulosus* Walker (*Orthoptera : Gryllacrididae : Rhaphidophorinae*). *Trans. amer. Ent. Soc., 90*, 1964, p. 73-110.

ÉCHARD G. (1962). Développement postembryonnaire de l'ovaire et du testicule chez *Gryllus domesticus* (L.), Orthoptère Gryllide. *Bull. Soc. zool. Fr., 87*, nº 1, p. 52-70.

EMDEN F. I. VAN. (1944). Keys to the Ethiopian *Tachinidae*. I : *Phasiinae*. *Proc. zool. Soc. London 114*, 1944, p. 389-436.

(1960). Keys to the Ethiopian *Tachinidae*. III : *Macquartiinae*. *Ibid., 134*, 1960, p. 313-487.

ENDERLEIN G. (1930). Entomologica Canaria. VII. *Zool. Anzeiger, 92*, 1930, p. 41-44.

FAVARD P. (1962). Contribution à l'étude de la Faune entomologique du Chêne vert en Provence. 1 vol., Aix-en-Provence (Centre régional de documentation pédagogique), 1962, 138 p.

FEDOROV S. M. (1927). Studies in the copulation and oviposition of *Anacridium aegyptium*, L. (*Orthoptera, Acrididae*). *Trans. ent. Soc. London, 75*, 1927, p. 53-61, pl. V-VIII.

FINOT A. (1890). Faune de France. Insectes Orthoptères. 1 vol. in-8°, Paris (Deyrolle), 1890, 322 p., pl. I-XIII.

FLANDERS S. E. (1953). Predatism by the Adult Hymenopterons Parasite and Its Role in Biological Control. *Journ. econ. Ent., 46*, nº 4, 1953, p. 541-544.

FRISCH O. VON. (1965). Beobachtungen an *Symmictus costatus* Loew, 1857, *ssp. frischi* Teschner (*Diptera : Nemestrinidae*). *Zool. Anzeiger, 175*, nº 4-6, 1965, p. 368-370.

FULLER M. E. (1938 *a*). Notes on *Trichopsidea oestracea* (*Nemestrinidae*) and *Cyrtomorpha flaviscutellaris* (*Bombyliidae*), two dipterous enemies of grasshoppers. *Proc. Linn. Soc. New South Wales, 63*, 1938, p. 95-104.

(1938 *b*). On the biology and early stages of *Helicobia australis* (*Sarcophaginae*), a dipterous insect associated with grasshoppers. *Ibid., 63*, 1938, p. 133-138.

(1938 *c*). Some flies associated with grasshoppers. *Journ. Counc. Sci. industr. Res. Austr., 11*, 1938, p. 202-203.

FULTON B. B. (1933). Notes on *Habrocytus cerealellae*, parasite of the Angoumois Grain Moth. *Ann. ent. Soc. America, 26*, 1933, p. 536-553.

GRASSÉ P. P. (1922). Étude biologique sur le Criquet égyptien (*Orthacanthacris aegyptia* L.) *Bull. biol. Fr. et Belg., 56*, p. 545-578.

(1924 *a*). Notes sur quelques Orthoptères français. II. Le cycle annuel des Acridiens. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1924, p. 45-47.

(1924 *b*). Les ennemis des Acridiens ravageurs français. *Rev. Zool. agric. appl., 23*, nº 1-3, 1924, p. 1-15, 45-53, 57-65.

(1929). Étude écologique et biogéographique sur les Orthoptères français. *Bull. biol. Fr. et Belg., 63*, 1929, p. 489-547.

Source : MNHN, Paris

GREATHEAD D. J. (1958). Notes on the life history of *Symmictus flavopilosus* Bigot (*Diptera : Nemestrinidae*) as a parasite of *Schistocerca gregaria* (Forskal) [*Orthoptera : Acrididae*). *Proc. r. ent. Soc. London, ser. A, 33,* 1958, p. 107-119, fig. 1-14, pl. I.

(1960). The species of the genus *Symmictus* Loew (*Diptera : Nemestrinidae*). *Ibid., ser. B, 29,* 1960, p. 103-106.

(1963). A review of the insect enemies of *Acridoidea* (*Orthoptera*). *Trans. r. ent. Soc. London, 114,* n° 14, 1963, p. 437-517, fig. 1-66, bibliogr. : 398 ref.

GREENE C. T. (1921). An illustrated synopsis of the puparia of 100 Muscoïd flies (*Diptera*). *Proc. U. S. nat. Museum, 60,* art. 10, 1921, p. 1-39, pl. 1-XX.

GRUNIN K. Ia. (1948). O litchinkakh piervŏï stadii *Aulacephala* Macq. *i Trixa* Meig. *Entomol. Obozrenié* (*Rev. Ent. U.R.S.S.*), *30,* n° 1-2, 1948, p. 143-147, fig. 1-5. (en russe.)

HANDLIRSCH A. (1882-1883). Die Metamorphose und Lebensweise von *Hirmoneura obscura* Meig., einen Vertreter der Dipteren-Familie *Nemestrinidae* I und II. *Wien. ent. Zeitung, 1,* 1882, p. 224-228 et *2,* 1883, p. 11-15, pl. 1.

HAYES W. P. & DECOURSEY J. D. (1938). Observations of Grasshopper Parasitism in 1937. *Journ. econ. Ent., 31,* n° 4, 1938, p. 519-522.

HENNIG W. (1952). Die Larvenformen der Dipteren. III. 1 vol. in-8°, Berlin (Akademie-Verlag), 1952, 628 p.

(1964). *Muscidae.* In LINDNER E., Die Fliegen der palaearktischen Region. *63* b, Stuttgart, 1964, p. 1-1110.

(1966). *Anthomyiidae. Ibid., 63* a, p. 1-96. (En cours de publication).

HERREBOUT W. M. (1966). The fate of the eggs of *Eucarcelia rutilla* Vill. (*Diptera : Tachinidae*) deposited upon the integument of the host. *Zeitschr. f. ang. Ent., 58,* 1966, p. 340-355.

HERTING B. (1960). Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen, *Dipt. Tachinidae.* 1 vol. in-8°, Hamburg und Berlin (Paul Parey), 1960, p. 1-188.

(1965). The fertilization of the egg in oviparous Tachinids (*Diptera*). *Techn. Bull. n° 5, Commonw. Inst. biol. Contr.,* 1965, p. 142-144.

HOWITT A. J. (1951). The biology of *Tephromyiella atlanis* (Ald.), a parasite of nymphal and adult grasshoppers. *M. Sc. Thesis, Montana State College,* 1951, p. 1-51.

IABLOKOFF A. (1954). Nouvelles recherches sur les Xylophages de la Sainte Baume. *Bull. Soc. ent. Fr., 59,* 1954, p. 20-24.

IONESCU M. A. & WEINBERG H. (1963). O Familie de Diptera noua în fauna R.P.R. Fam. *Nemestrinidae. Communic. Acad. Republ. popul. romîne, 12,* n° 8, (1962), p. 937-941.

IWATA K. & NAGATOMI A. (1954). Biology of a Tachinid, *Phorocerosoma forte* Townsend, parasitic on *Oxya japonica* Willemse in Japon. *Mushi, 26,* n° 7, 1954, p. 23-34, 1 pl., fig. 1.

JOLY P. (1958). Les corrélations humorales chez les Acridiens. *Ann. biol., 34,* n° 3-4, 1958, p. 97-118.

JOURDHEUIL P. (1960). Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire : Étude relative à quelques Hyménoptères (*Ophioninae, Diospilinae, Euphorinae*) parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères. *Ann. Epiphyties, sér. C, 11,* n° 4, 1960, p. 445-660, fig. 1-42, tabl. 1-27.

KEILIN D. (1915). Recherches sur les larves de Diptères cyclorrhaphes. *Bull. sc. Fr. et Belg., 49,* 1915, p. 15-198, pl. I-XVI.

(1944). Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of *Diptera. Parasitology, 36,* 1944, p. 1-66, fig. 1-54, pl. I-II.

KELLY E. O. G. (1914). A new Sarcophagid parasite of grasshoppers. *Journ. agric. Res., II,* n° 6, 1914, p. 435-446, 1 pl.

KIRBY W. F. (1906). A synonymic Catalogue of Orthoptera. Vol. II. Orthoptera Saltatoria. Part. I. London (Trustees of the British Museum), 1 vol., 562 p.

KIRCHBERG E. (1961). Zucht von *Sarcophaga carnaria* L. (*Dipt., Tachinidae*) aus einer Freilandpopulation von Regenwürmern des Genus *Allolobophora* Eisen (*Oligoch. Lumbricidae*) [Zur Kenntnis der Gattung *Sarcophaga* Mg. III]. *Anz. f. Schädlingsk, 34,* n° 1, 1961, p. 6-7.

(1966). Zum parasitismus von *Sarcophaga carnaria* L. bei Oligochaeten. *Proc. of the first int. Congr. of Parasitology* (*Rome 1964*), *I,* 1966, p. 613-614.

KLEINE R. (1909). Zur Kenntnis der *Diptera. Z. Naturw. Halle, 81,* 1909, p. 188-196.

KORSAKOFF M. N. (1945). Observations biologiques sur les *Barbitistes* (*Orth. Tettigoniidae*). *Bull. Soc. ent. Fr., 50,* 1945, p. 75-80.

KUGLER J. (1963). *Tachinidae* of Israël. I. General part. *Israël Journ. Zool., 12,* n° 1-4, 1963, p. 25-34.

(1967). Diptères Tachinaires de Richelieu (Indre-et-Loire). *Ann. Parasitol. hum. et comp., 42,* 1967, p. 443-454.

Source : MNHN, Paris

KÜNCKEL D'HERCULAIS J. (1893-1905). Invasions des Acridiens, vulgo Sauterelles en Algérie. 2 vol., Alger, 1893-1905, 1576 p. + 752 p.

(1894). Les Diptères parasites des Acridiens : les Muscides vivipares à larves sarcophages. Aptérie et castration parasitaire. *C. R. Acad. Sc. Paris, 118,* 1894, p. 1106-1108.

LAHILLE F. (1907). La langosta y sus moscas parasitarias. *Anal. Min. Agric. Argentino, sec. Zootec., 3,* n° 4, 1907, 138 p.

LANGE R. (1964). Der Einfluss der Nahrung von *Musca domestica* L. auf die Mortalität des Entoparasiten *Aphaereta pallipes* (Say) [*Hym., Braconidae*]. *Zeitschr. f. ang. Ent., 54,* 1964, p. 213-218.

LANGE R. & BRONSKILL J. F. (1964). Reactions of *Musca domestica* L. (*Diptera : Muscidae*) to parasitism by *Aphaereta pallipes* (Say) [*Hymenoptera : Braconidae*], with special reference to host diet and parasitoid toxin. *Zeitschr. f. Parasitenk., 25,* 1964, p. 193-210, fig. 1-8.

LAURENT L. (1942). La forêt de la Sainte Baume : son passé, son présent, son avenir. *Ann. Fac. Sc. Marseille, 15,* 1942, p. 195-209.

LAVIGNE R. J. & PFADT R. E. (1966). Parasites and Predators of Wyoming Rangeland Grasshoppers. *Science Monograph, 3, Univ. of Wyoming, Laramie,* 1966, 31 p.

LEIUS K. (1961). Influence of various foods on fecondity and longevity of adults of *Scambus buolianae* (Htg.) [*Hymenoptera : Ichneumonidae*]. *Canad. Ent., 93,* 1961, p. 1079-1084.

(1962). Effects of the body fluids of various host larvae on fecundity of females of *Scambus buolianae* (Htg.) [*Hymenoptera : Ichneumonidae*]. *Ibid., 94,* 1962, p. 1078-1082.

LÉONIDE Jacqueline. (1964). Contribution à l'étude biologique des Diptères Sarcophagidés parasites d'Acridiens : ponte de larves et infestation de l'hôte par le *Blaesoxipha berolinensis* Vill. *C. R. Acad. Sc. Paris, 258,* 1964, p. 4352-4354.

(1965). Contribution à l'étude biologique des Diptères Sarcophagidés parasites d'Acridiens : cycle biologique de *Blaesoxipha ungulata* (Pandellé). *Ibid., 261,* 1965, p. 5199-5202.

(1967). Contribution III. Cycle biologique de *Blaesoxipha rossica* Vill., injection de larves dans le corps de l'hôte par les femelles de Sarcophagidés acridiophages. *Ibid., 265,* p. 232-234.

LÉONIDE J. C. (1961 *a*). Note préliminaire sur *Ceracia mucronifera* Rond. (*Dipt. Tachinidae*), parasite du Criquet égyptien (*Anacridium aegyptium* L.) en Provence. *Rev. Path. vég. et Ent. agric. Fr., 40,* n° 1, 1961, p. 31-42, pl. I-II, rés. angl.

(1961 *b*). A propos d'une méthode pour l'étude de certains Diptères à larves endoparasites d'Orthoptères. *Bull. Soc. ent. Fr., 66,* 1961, p. 83-89.

(1961 *c*). Première note sur les parasites des Orthoptères en Provence et en particulier sur *Blaesoxipha laticornis* (Meigen) [*Diptera Sarcophagidae*]. *Ann. Fac. Sc. Marseille, 31,* p. 143-152, fig. 1-2.

(1962 *a*). Sur la présence de *Symmictus costatus* Loew (*Dipt. Nemestrinidae*) et de larves de Némestrinides parasites du Criquet marocain (*Dociostaurus maroccanus* Thunb.) dans la plaine de Crau. *Bull. Soc. ent. Fr., 67,* 1962, p. 104-108.

(1962 *b*). Formation du pore respiratoire et de la partie proximale du tube respiratoire de la larve de *Symmictus costatus* Loew (*Diptera Nemestrinidae*) selon les diverses régions du corps de l'hôte. *Bull. Soc. zool. Fr., 87,* n° 5-6, 1962, p. 550-558, fig. 1-4, pl. I-II.

(1963 *a*). Complément à l'étude de la biologie larvaire de *Symmictus costatus* Loew (*Diptera Nemestrinidae*) parasite d'Acridiens, et considérations générales sur la biologie des Némestrinidés. *Entomophaga, 8,* n° 1, 1963, p. 7-33, fig. 1-8, rés. angl.

(1963 *b*). Sur l'acridiophagie des larves de Tachinaires. *C. R. Acad. Sc. Paris, 256,* 1963, p. 1591-1593.

(1963 *c*). Note préliminaire sur le cycle biologique d'un Diptère Anthomyiidé du genre *Acrostilpna* Ringdahl endoparasite du *Barbitistes fischeri* (Yers.) [*Orthoptera Ensifera : Phaneropteridae*]. *Ibid., 257,* 1963, p. 1353-1356.

(1964 *a*). Contribution à l'étude de la biologie du *Symmictus costatus* Loew, Diptère, Némestrinidé acridiophage. IV. La ponte et l'infestation de l'hôte. *Bull. Soc. zool. Fr., 89,* n° 2-3, 1964, p. 135-142, pl. I-III.

(1964 *b*). Contribution à l'étude biologique du *Neorhynchocephalus tauscheri* (Fisch.) (*Diptera Nemestrinidae*) et commentaires sur la biologie imaginale des Némestrinidés. *Ibid.*, p. 210-218, pl. I.

(1966). Bilan sommaire de nos connaissances sur la biologie des Diptères endoparasites des Orthoptères. *Proc. of the first int. Congr. of Parasitology* (*Rome 1964*), *I,* 1966, p. 615-616.

LICHTENSTEIN J. L. (1921) Sur la biologie d'un Chalcidien. *C R. Acad. Sc. Paris, 173,* 1921, p. 733-735.

LICHTWARDT B. (1909). Beitrag zur Kenntnis der Nemestriniden. (Dipt.). *Deutsch. Ent. Zeitschr.,* 1909, p. 507-514.

LIEBERMANN J. (1960). Antecedentes sobre enemigos naturales de tucuras (*Orth. Acrid.*) en la Republica argentina. *Bol. divulg. tecn., Inst. Patol. veg., Buenos Aires, 2,* 1960, p. 1-23.

LLOYD D. C. (1951). A survey for Grasshoppers Parasites in temperate South America. *Canad. Ent., 83* n° 9, 1951, p. 213-230, fig. 1-2, pl. I-II.

LOEW H. (1858). Ueber einige neue Fliegengattungen. III. *Symmictus,* eine neue Gattung der Nemestriniden. *Berl. Entom. Zeitschr., 2,* 1858, p. 111-113.

Source : MNHN, Paris

(1861). *Blaesoxipho gryllooctona, nov. genus* et *species. Wien. ent. Monatsschr., 5,* 1861, p. 384-387.

Lopez A. W.* (1934). Report on the entomologist. *Philippine Sugar Assoc. Ann. Rpt.,* 1931-1932, p. 252-279. Cité d'après Clausen, 1940, p. 471 et 636.

Malloch J. R. (1932). Exotic *Muscaridae* (*Diptera*). XXXVII. *Ann. a. Mag. nat. Hist., sér. 10, 10,* 1932, p. 297-330.

Marchal P. (1905). Observations biologiques sur un parasite de la Galéruque de l'Orme, le *Tetrastichus xanthomelaenae* (Rond.). *Bull. Soc. ent. Fr.,* 1905, p. 64-68.

(1909). La ponte des *Aphelinus* et l'intérêt individuel dans les actes liés à la conservation de l'espèce. *C. R. Acad. Sc. Paris, 148,* 1909, p. 1223-1225.

Mellini E. (1957). Studi sui Ditteri Larvevoridi. III. *Sturmia bella* Meig. su *Inachis io* L. (*Lepidoptera Nymphalidae*). *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna, 22,* 1957, p. 69-98, fig. I-X, rés. angl.

(1964). L'imbuto respiratorio negli ospiti dei Ditteri Larvevoridi. *Atti Acc. naz. ital. Ent., Rendiconti, 12,* 1964, p. 47-62.

(1966). *Diptera* parasite of adult *Coleoptera. Proc. of the first int. Congr. of Parasitology* (*Rome 1964*), *I,* 1966, p. 614-615.

Mesnil L. P. (1939). Essai sur les Tachinaires (*Larvaevoridae*). *Monogr. des Sta. et Lab. de Rech. agron.,* Paris (Imprim. nat.), 1939, p. 1-67.

(1957). « In liste d'identification n° 2. » *Entomophaga, 2,* n° 4, 1957, p. 313-332.

(1959). *Tachinidae* d'Afrique orientale (*Dipt.*). [Récoltés par l'expédition zoologique allemande en Afrique orientale de 1951-1952. Groupe Lindner-Stuttgart, Nr. 33]. *Stuttgarter Beitr. z. Naturkunde, 23,* 1959, p. 1-31.

(1963). Nouveaux Tachinaires de la région paléarctique principalement de l'U.R.S.S. et du Japon. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belgique, 34,* n° 24, 1963, p. 1-56.

(1964). Description d'une nouvelle espèce d'*Ormiini* récemment découverte dans le Sud de la France (*Dipt. Tachinidae*). *Bull. Soc. ent. Fr., 69,* 1964, p. 261-264.

1965. *Larvaevorinae* (*Tachininae*). In Lindner E., Die Fliegen der palaearktischen Region. *64* g, Stuttgart, 1965, p. 1-879.

Middlekauff W. W. (1959). Some biological observations on *Sarcophaga falciformis,* a parasite of Grasshoppers (*Diptera : Sarcophagidae*). *Ann. ent. Soc. America, 52,* n° 6, 1959, p. 724-728, fig. 1-9.

Middlekauff W. W. & Langston R. L. (1962). New distribution and host records of *Neorhynchocephalus sackenii* (Williston) [*Diptera : Nemestrinidae*]. *Pan-Parif. Ent., 38,* 1962, p. 251-252.

Miksic S. (1962). La Faune des Orthoptéroïdes de la Yougoslavie. *Verh. XI, int. Kongr. Ent.* (*Wien. 1960*), *1,* 1962, p. 20-23.

Millot J. (1938). Le développement et la biologie larvaire des Oncodidés (= Cyrtidés), Diptères parasites d'Araignées. *Bull. Soc. zool. Fr., 63,* 1938, p. 162-181 et 183-197.

Molinier René. (1939). Les associations végétales du Massif de la Sainte-Baume (Provence W). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 73,* 1939, p. 25-69.

(1960). Aperçu sur la flore et la végétation de la Crau. *Le monde des plantes, n° 329,* 1960, p. 1-3.

Molinier R. & Pialot H. (1950-1951). Note sur la végétation du Plan d'Aups Saint-Baume (Var). *Ann. Soc. Sc. nat. Toulon et du Var,* 1950-1951, p. 75-81.

Molinier R. & Tallon G. (1949). La végétation de la Crau. *Rev. gen. Bot., 56,* 1949, p. 525-540, 1 pl. h. text. (XVI).

Molinier Roger. (1952). La hêtraie de la forêt domaniale de la Sainte-Baume (Var). *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille, 12,* 1952, 63-85.

Müller P. (1956). Untersuchungen Über die Morphologie und Biologie der Raupenfliege *Drino lota* Meigen. *Mitt. Zool. Mus. Berlin, 32,* n° 1, 1956, p. 3-58.

Newton R. C. (1954). New Records of Dipterous Parasites of Grasshoppers. *Journ. econ. Ent., 47,* 1954, p. 935-936.

Nielsen J. C. (1909). Iagttagelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder. *Ent. Meddel., 2, R., 4,* 1909, p. 1-126.

Noble N. S. (1936). Fly Parasites of Grasshoppers. *Agric. Gaz. New South Wales, 47,* 1936, p. 383-385.

Norris M. J. (1965). Reproduction of the grasshopper *Anacridium aegyptium* L. in the laboratory. *Proc. r. ent. Soc. London, ser. A, 40,* n° 1-3, 1965, p. 19-29, 1 fig.

Nutting W. L. (1953). The biology of *Euphasiopteryx brevicornis* (Townsend) [*Diptera, Tachinidae*], parasitic in the cone-headed Grasshoppers (*Orthoptera, Copiphorinae*). *Psyche, 60,* 1953, p. 69-81, fig. 1-3, pl. IV.

O'Connor B. A. (1959). The coconut Treehopper, *Sexava spp.,* and its parasites in the Madang district. *Papua & New Guinea agric. Journ., 11,* n° 4, 1959, p. 121-125.

Olliff A. S. (1892). The Fly-parasite of the Plague-Locust. *Agric. Gaz. New South Wales, 2,* (1891), p. 255-257.

Source : MNHN, Paris

Olsoufiev N. G. (1929). A study on flies parasiting on the Asiatic Locust (*Locusta migratoria* L.) and their superparasites. Part. I. Parasites of the larvae and fullgrown insects. *Rep. Bur. appl. Ent. Leningrad, 4*, 1929, p. 61-120, fig. 1-40, en russe, rés. angl.

Pantel J. (1898). Le *Thrixion halydayanum* Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. *La Cellule, 15*, 1898, p. 1-290, pl. I-VI.

(1910). Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. *Ibid., 26*, fasc. 1, 1910, p. 27-216, fig. 1-26, pl. I-IV.

(1912). Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'œuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme. *Ibid., 29*, fasc. 1, 1912, p. 7-289, fig. 1-26, pl. I-VII.

Paramonov S. J. (1955). Notes on Australian Diptera (XVI-XIX). *Ann. a. Mag. nat. Hist.*, (12), *8*, 1955, p. 125-144.

Paul L. C. & Putnam L. G. (1960). Morphometrics, Parasites, and Predators of Migrant *Melanoplus bilituratus* (Wlk.) (*Orthoptera : Acrididae*) in Saskatchewan in 1940. *Canad. Ent., 92*, n° 7, 1960, p. 488-493.

Peris S. V. (1956). Notas sobre *Acemyiini* (*Dipt. Tachinidae*). *Graellsia* (*Rev. Ent. esp.*), *14*, 1956, p. 41-47.

Pesson P. (1958). Le Monde des Insectes. Paris (Horizons de France), 1958, 206 p.

Phipps J. (1949). The maturation of the ovaries and the relation between weight and maturity in *Locusto migratoria migratorioides* (R. & F.). *Bull. ent. Res., 40*, 1949, p. 539-557.

(1966). Ovulation and oocyte resorption in *Acridoidea* (*Orthoptera*). *Proc. r. ent. Soc. London, ser. A, 41*, n° 4-6, 1966, p. 78-86, fig. 1-2.

Picard F. (1921). Le déterminisme de la ponte ches un Hyménoptère térébrant, le *Pimpla instigator* L. *C. R. Acad. Sc. Paris, 172*, 1921, p. 1617-1619.

Portchinsky J. A. (1894). Sur les acridiens nuisibles aux cultures et aux prairies des gouvernements de Perm, Tobolsk et Orenbourg. Les parasites des criquets nuisibles en Russie. *Sel'skoe Khoziaistvo i Lesovodstvo*, 1894, n° 1, p. 1-87.

Potgieter J. T. (1929). A contribution to the biology of the Brown Swarm Locust *Locustana pardalina* (Wlk.) and its natural enemies. *Sci. Bull. Dep. Agric. South Africa, 82*, 1929, p. 32.

Prescott H. W. (1955). *Neorhynchocephalus sackenii* and *Trichopsidea clausa*, Nemestrinid parasites of Grasshoppers. *Ann. ent. Soc. America, 48*, 1955, p. 392-402, fig. 1-6.

(1960). Suppression of Grasshoppers by Nemestrinid parasites (*Diptera*). *Ibid., 53*, n° 4, 1960, p. 513-521, fig. 1-6.

(1961). Respiratory Pore Construction in the Host by Nemestrinid Parasite *Neorhynchocephalus sackenii* (*Diptera*), With Notes on Respiratory Tube Characters. *Ibid., 54*, n° 4, 1961, p. 557-566, fig. 1-9.

Randon J. (1932). Les groupements d'Orthoptères du Bas Languedoc. *Bull. biol. Fr. et Belg., 66*, 1932, p. 1-44.

Rebecq J. (1964). Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue. 1 vol., Aix-en-Provence (Centre régional de Documentation pédagogique), 1964, 223 p.

Reinhard H. J. (1922). Host records of some Texas *Tachinidae* (*Diptera*). *Ent. News, 33*, 1922, p. 72-73.

Remaudière G. (1947). Sur les principaux parasites du Criquet migrateur (*Locusta migratoria* L.) dans ses foyers des Landes de Gascogne. II. Ennemis des larves et des adultes. *Bull. Soc. ent. Fr., 52*, 1947, p. 117-120.

Ribaga M.* (1902). Un nuevo insetto endofago delle Cavalette, *Acemyia subrotundata* Rond. *Boll. Ent agraria, Padua, 8*, 1902.

Riley C. V. (1878). Chapter XI. Invertebrate enemies, p. 284-334. *In U. S. Dept. interior, U. S. geological Survey, Reports of the U. S. Entomological Commission*, vol. 1 (First annual report for 1877, relating to the Rocky Mountain locust), 477 p. + App. 294 p., Washington.

Roback S. S. (1954). The evolution and taxonomy of the *Sarcophaginae* (*Diptera, Sarcophagidae*). *Ill. biol. Monogr., 23*, n° 3-4, 1954, p. 1-181.

Rodzianko W. N. (1905). Ueber den Parasitismus der Larven von *Hypostena setiventris* Macquart (*Diptera*) im Innern der Larven von *Tettix bipunctotus* Linn. (*Orthoptera*). *C. R. 6e Congr. int. Zool. Berne*, 1905, p. 636-637.

Roehrich R. (1951). Parasites et prédateurs du Criquet migrateur (*Locusta migratoria gallica* Rem.) dans les Landes de Gascogne de 1945 à 1950. *Ann. Epiphyties*, n° 3-4, 1951, p. 479-495, fig. 1-7.

Rohdendorf B. B. (1937). Faune de l'U.R.S.S., Insectes Diptères, XIX, 1, *Sarcophagidae*, part. I, 1, vol. Moscou (Académie des Sciences de l'U.R.S.S.), 1937, 501 p., 535 fig.

Rondani C. (1865). Diptera italica non vel minus cognita... Fasc. II. *Atti. Soc. ital. Sc. nat., 8*, 1865, p. 193-231.

Source : MNHN, Paris

ROUBAUD E. (1924). Histoire des Anacamptomyies, Mouches parasites des Guêpes sociales d'Afrique. Contribution à l'étude du parasitisme chez les Muscides entomobies. *Ann. Sc. nat., Zool., sér. 10, 7,* 1924, p. 197-248, pl. I-II.

RUKAVISHNIKOV B. I. (1930). Contributions to the study of the flies parasitic on the larval and adult instars of the Migratory Locust. *Bull. of Plant Protection. (Ent.), Leningrad, 1,* n° 1, 1930, p. 191-261, fig. 1-36, pl. I. (en russe, rés. angl.).

SABROSKY C. W. (1953). Taxonomy and host relations of the tribe *Ormiini* in the Western hemisphere (*Diptera, Larvaevoridae*). *Proc. ent. Soc. Washington, 55,* 1953, n° 4, p. 167-183 et n° 6, p. 289-305.

SACK P. (1933). *Nemestrinidae.* In LINDNER E., Die Fliegen der palaearktischen Region. *22,* Stuttgart 1933, p. 1-42.

ST-AMAND W. & CLOYD J. (1954). Parasitism of the Grasshopper, *Chortophaga viridifasciata* (De geer) [*Orthoptera : Locustidae*], by Dipterous larvae. *Journ. Parasitol., 40,* 1953, p. 83-87, pl. I et Ia.

SALAVIN R. J. (1958). Notas biologicas sobre la Mosca *Servaisia* (*Protodexia*) *arteagai* (Blanch.) Rob. (*Diptera Sarcophagidae*) parasito de la Tucura. *Rev. Inv. agric. (Buenos-Aires), 12,* n° 3, 1958, p. 299-309, pl. I-III.

SALT G. (1938). Experimental studies in insect parasitism. VI. Host suitability. *Bull. ent. Res. London, 29,* 1938, p. 223-246.

(1955). Experimentsl studies in insect parasitism. VIII. Host reactions following artificial parasitization. *Proc. r. Soc. London, ser. B, 144,* 1955, p. 380-398, fig. 1-3, pl. XXI-XXII.

(1957). Experimental studies in insect parasitism. X. The reactions of some endopterygote insects to an alien parasite. *Ibid., 147,* 1957, p. 167-184, pl. III-IV.

(1963). The defence reactions of insects to metozoan parasites. *Parasitology, 53,* p. 527-642, fig. 1-26.

SALT G. & BOSCH R. VAN DEN (1967). The defense reactions of three species of *Hypera* (*Coleoptera, Curculionidae*) to an Ichneumon wasp. *Journ. Invert. Path., 9,* n° 2, 1967, p. 164-177, fig. 1-4.

SCHALKWIJK H. A. D. VAN. (1939). The status of *Wohlfahrtia euvittata* Vill. (*Diptera, Sarcophagidae*) as a parasite of the Brown Locust. *Journ. ent. Soc. South Africa, 2,* 1939, p. 18-35, fig. 1-10.

SCHNEIDER F. (1950). Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. *Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. Zürich, 95,* 1950, p. 22-44, fig. 1-9.

SÉGUY E. (1923). Faune de France. Diptères Anthomyiides. 1 vol. in-8°, Paris (Paul Lechevalier), 1923, 393 p.

(1926). Faune de France. 13. Diptères Brachycères. 1 vol. in-8°, Paris (P. Lechevalier), 1926, 308 p.

(1928). Études sur les Mouches parasites. I. Conopides, Oestrides et Calliphorines de l'Europe occidentale. *Encycl. ent., sér. A, 9,* 1928, 251 p.

(1932). Étude sur les Diptères parasites ou prédateurs des Sauterelles. *Diptera* (*Encycl. ent., ser. B*), *6,* 1932, p. 11-40, fig. 1-34.

(1936). *L'Acemyia calloti* Insecte Diptère à larves endoparasites des Sauterelles. *Ann. Parasitol. hum. et comp., 14,* n° 4, 1936, p. 321-326, fig. 1-2.

(1937). Genera insectorum, 205, Fam. *Muscidae,* 1 vol., 604 p., Bruxelles.

(1941). Études sur les Mouches parasites. II. Calliphorides, Calliphorinés (*suite*), Sarcophagines et Rhinophorines de l'Europe occidentale et méridionale. Recherches sur la morphologie et la distribution géographique des Diptères à larves parasites. *Encycl. ent., sér. A, 21,* 1941, 436 p.

(1951). *Ordre des Diptères. In* GRASSÉ P. P., Traité de Zoologie, *X,* fasc. 1, 975 p.

SELLIER R. (1959). Les Insectes utiles. 1 vol. in-8°, Paris (Payot), 1959, 286 p., fig. 1-75.

SHULOV A. (1948). A Nemestrinid Parasite of *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Nature, 162,* 1948, p. 255-256.

(1952). Observations on the behaviour and the egg development of *Tmethis pulchripennis asiaticus* Uv. *Bull. Res. Counc. Israël, 2,* 1952, p. 253.

SIEPI P. (1932-1933). Catalogue raisonné des Lépidoptères du département des Bouches-du-Rhône et de la région de la Sainte-Baume. *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, 25,* I, 1932-1933, p. 26-244.

SMITH H. E. (1915). The grasshopper outbreak in New Mexica during the summer of 1913. *U. S. Dept. Agr., Bull. 293,* 1915, p. 1-12.

SMITH R. W. (1944). Observations on parasites of some Canadian grasshoppers. *Canad. Ent., 76,* n° 2, 1944, p. 28-33.

(1958). Parasites of nymphal and adult grasshoppers (*Orthoptera : Acrididae*) in Western Canada. *Canad. Journ. Zool., 36,* 1958, p. 217-262, fig. 1-15, bibliogr. 82 réf.

(1961). Can the Grasshoppers' Natural Enemies Stop Them ? *Research for Farmers* (*Canad. Depart. Agric.*), 1961, p. 5-6.

(1965). A field population of *Melanoplas sanguinipes* (Fab.) [*Orthoptera : Acrididae*] and its parasites. *Canad. Journ. Zool., 43,* 1965, p. 179-201.

SMITH R. W. & FINLAYSON T. U. (1950). Larvae of Dipterous parasites of nymphal and adult grasshoppers. *Canad. Journ. Res., D, 28,* 1950, p. 81-117, fig. 1-51.

Source : MNHN, Paris

SNYDER F. M. (1940). The genus *Acridamyia* Stackelberg in North America (*Diptera : Muscidae*). *Am. Mus. Novitates*, n° 1076, 1940, p. 1-2.

SOYER B. (1949). Les Orthoptères des collines des environs de Marseille. *Bull. Soc. Linn. Provence, 17*, 1949, p. 1-8.

SPENCER G. J. (1931). The oviposition habits of *Rhynchocephalus sackeni* Will. (*Diptera Nemestrinidae*). *Proc. ent. Soc. British Columbia, 28*, 1931, p. 21-24.

(1932). Further notes on *Rhynchocephalus sackeni* Will. (*Diptera Nemestrinidae*). *Ibid., 29*, 1932, p. 25-27.

(1934). Notes on *Rhynchocephalus sackeni* Will., a correction (*Diptera Nemestrinidae*). *Canad. Ent., 66*, 1934, p. 87.

(1945 *a*). A note on the Tangle-winged flies of British Columbia (*Diptera Nemestrinidae*). *Proc. ent. Soc. British Columbia, 42*, 1945, p. 18.

(1945 *b*). Notes on the life Histories and Behavior of Some Parasites of Grasshoppers in British Columbia. *Processed Publication* n° *63*, 1945 (*Dominion Depart. Agric., Div. of Ent.*), British Columbia, 1 p.

(1958 *a*). The Natural Control Complex Affecting Grasshoppers in The Dry Belt of British Columbia. *Proc. Xth. int. Congr. Ent.* (*Montréal 1956*), *4*, 1958, 497-502.

(1958 *b*). On the *Nemestrinidae* of British Columbia Dry Range Lands. *Ibid.*, p. 503-509, fig. 1-16.

SPENCER G. J. & BUCKELL E. R. (1957). On the acridiophagous *Sarcophagidae* of British Columbia with records of all others taken in the province. *Proc. ent. Soc. British Columbia, 54*, 1957, p. 29-36.

STEINHAUS A. E. (1963). Insect Pathology. 2 vol., New York and London (Academic Press), 1963.

STRICH-HALBWACHS M. C. (1958). Action de la glande ventrale sur le développement ovarien de *Locusta migratoria* L. (*Orthoptera*). *Journ. Ins. Physiol., 1*, 1958, p. 346-351.

STRICKLAND E. H. (1930). Phagocytosis of Internal Insect Parasites. *Nature, 126*, 1930, p. 95.

STUARDO O. C. (1935). Algunas observaciones sobre las costumbres y metamorfosis de *Hirmoneura articulata* Ph. (*Nemestrinidae-Diptera*). *Rev. Chilena Hist. nat., 38*, (1934), p. 197-203.

(1939). Algunas anotaciones sobre los *Nemestrinidae* (*Diptera*) de la República Argentina. *Physis, 17*, 1939, p. 77-94.

SWAINE G. (1964). The Bush-Cricket, *Homorocoryphus nitidulus vicinus* Walker (*Tettigoniidae*). *East African agric. and forest. Journ., 29*, n° 4, 1964, p. 340-342.

SWEETMAN H. L. (1958). The principles of biological control. 1 vol., Dubuque, Iowa (WM. C. Brown Company), 1958, 560 p.

TATE P. (1960). Notes on *Limnophora exsurda* Pand. (*Diptera Anthomyiidae*). *Parasitology, 50*, 1960, p. 527-530.

TAVARES O. (1962). Contribuição ao conhecimento da tribu *Ormiini*. I : gênero *Ormia* Robineau-Desvoidy, 1830 (*Diptera, Tachinidae*). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* (*Rio de Janeiro*), *60*, n° 3, 1962, p. 347-363, fig. 1-40.

(1964). *Id.*, II : gênero *Ormiophasia* Townsend, 1919 (*Diptera, Tachinidae*). *Ibid., 62*, 1964, p. 37-52, fig. 1-60.

(1965 *a*). *Id.*, III : gênero *Euphasiopteryx* Townsend, 1915 (*Diptera, Tachinidae*). *Ibid., 63*, 1965, p. 13-25, fig. 1-40.

(1965 *b*). *Id.*, IV : gêneros *Ormia* Robinesu-Desvoidy, 1830, E, *Euphasiopteryx* Townsend, 1915. (*Diptera, Tachinidae*). *Ibid., 63*, 1965, p. 237-253, fig. 1-83.

(1965 *c*). *Id.*, V : gênero *Ormia* Robineau-Desvoidy, 1830 (*Diptera, Tachinidae*). *Rev. Brasil. Biol., 25*, n° 2, 1965, p. 211-215, fig. 1-12.

TAYLOR T. A. (1964). *Blaesoxipha filipjevi* Rohd. (*Diptera, Sarcophagidae*) parasiting *Zonocerus variegatus* (L.) [*Orthoptera, Acridoidea*] in Nigeria. *Bull. ent. Res., 55*, n° 1, 1964, p. 83-86.

TESCHNER D. (1965). *Symmictus costatus* Loew, 1857, *ssp. frischi ssp. nov.* (*Diptera, Nemestrinidae*). *Zool. Anzeiger, 175*, n° 4-6, 1965, p. 366-367.

THÉODORIDÈS J. (1954). Parasitisme de *Aeolopus strepens* (Latr.) [*Orthoptera Acrididae*] par *Pachyophtalmus signatus* Meigen (*Diptera Calliphoridae*) à Banyuls. *Vie et milieu, 5*, n° 3, (1955), p. 457-458.

THOMPSON W. R. (1915 *a*). Sur la biologie de deux Tachinaires à stade intramusculaire (*Plagia trepida* Meig. et *Sturmia scutellata* Rond.). *C. R. hebd. Soc. Biol., 78*, 1915, p. 717-721, fig. 1-5.

(1915 *b*). Les rapports entre les phagocytes et les parasites chez les Arthropodes. *Bull. Soc. zool. Fr., 40*, 1915, p. 63-68, fig. 1.

(1920). Sur *Cyrillia angustifrons* Rond., Tachinaire parasite d'un Isopode terrestre (*Metaponorthus pruinosus* Brandt). *C. R. Acad. Sc. Paris, 170*, 1920, p. 1621-1622.

(1928). A contribution to the study of the Dipterous parasites of the european earwig (*Forficula auricularia* L.). *Parasitology, 20*, 1928, p. 123-158.

(1930). Resction of the phagocytes of Arthropods to their internal Insect parasites. *Nature, 125*, 1930, p. 565-566.

Source : MNHN, Paris

(1937). Observations on the biology and larvae of the *Anthomyiidae*. *Parasitology, 29*, 1937, p. 273 358.

(1950). A estalogue of the parasites and predators of insect pests. Sect. 1 (Parasite Host catalogue), Part. 2 (Parasites of *Neuroptera, Odonata, Orthoptera, Siphonoptera* and *Thysanoptera*). In-4°, Ottawa, Ontario (Commonw. Bur. of biol. Contr.).

(1963). The Tachinids of Trinidad, II, Echinomyiinés, Dexiinés and allies. *Canad. Journ. Zool.,41*, n° 3, 1963, p. 335-576, 28 pl.

Thompson W. R. & Parker H. L. (1927). Études sur la biologie des Insectes parasites : la vie parasitaire et la notion morphologique de l'adaptation. *Ann. Soc. ent. Fr., 96*, 1927, p. 113-146.

Timon-David J. (1938). Sur un Phoridé parasite de la Sauterelle verte. *Ann. Parasitol. hum. et comp., 16*, n° 3, 1938, p. 193-195, fig. 1-2.

(1948). Quelques observations sur l'écologie de *Fallenia fasciata* Fabr. (Diptères, Orthorrhaphes, *Nemestrinidae*). *L'Entomologiste, 4*, 1948, p. 191-193.

(1952). Découverte d'un Nemestrinidé remarquable à la Sainte-Baume : *Neorhynchocephalus Tauscheri* (Fisch.). *Ibid., 8*, p. 119-122, fig. 1-2.

(1958). Contribution à la connaissance de la faune diptérologique de la Sainte-Baume. *C. R. 83e Congr. Soc. sav.*, 1958, p. 253-259.

Tothill J. D. (1922). The natural control of the Fall Webworm (*Hyphantria cunea* Drury) in Canada, together with an account of its several parasites. *Dom. of Canada, Dept. Agric., Bull. new ser.* (*technical*), n° 3, 1922, p. 1-107, fig. 1-99, pl. I-IV.

Townsend C. H. T. (1908). A record of results from rearings and dissections of *Tachinidae*. *U. S. Dept. Agric., Bur. Ent. Techn. ser. 12, 4*, 1908, p. 91-118.

(1912). Foundation of some new genera and species of muscoid flies mainly on reproductive and early stage characters. *Journ. New York ent. Soc., 20*, 1912, p. 107-119.

(1934-1942). Manual of Myiology in twelve parts (I-XII). 12 vol. in-8°, Itaquaquecetuba, São Paulo, Brasil (Ch. Townsend & filhos).

Treherne R. C. & Buckell E. R.* (1924). Grasshoppers of British Columbia. *Conad. Dept., Agr. Bull.* (*N. S.*), *39*, 1924.

Tripp H. A. (1954). The instars of a maggot (*Pegohylemyia*) inhabiting white spruce cones. *Canad. Ent., 86*, 1954, p. 185-189, fig. 1-17.

Trouvelot B. (1924). Recherches de Biologie appliquée sur la Teigne des Pommes de terre et ses Parasites. *Ann. Epiphyties, 10*, n° 1-2, 1924, p. 1-132, fig. 1-32, pl. I-IV.

Uchida T. & Ehara S. (1953). Effects of a Dipterous Parasite upon the Grasshopper, *Oxya yezoensis* Shiraki. *Journ. Fac. Sc., Hokkaido University, ser. VI, Zool., 11*, n° 2, 1953, p. 169-174.

Uéda S. (1960). Description of a new species of the genus *Plesiooestrus* Villeneuve, with notes on *Aulacephala hervei* Bequaert (*Diptera : Larvaevoridae*). *Insecta Matsumurana, 23*, n° 1, 1960, p. 14-20 fig. 1-7.

Uvarov B. P. (1928). Locusts and Grasshoppers. A Handbook for their Study and Control. 1 vol., London (Imp. Inst. Ent.), 352 p.

Vayssière P. (1921). La lutte contre le Criquet marocain *Dociostaurus maroccanus* (Thunb.) en Crau en 1920. *Ann. Epiphyties, 7*, 1921, p. 117-177.

Verbeke J. (1962). Contribution à l'étude des *Tachinidae* africains (*Diptera*). *Expl. Hydr. Lacs Kivu, Edouard et Albert, 3*, n° 4, 1962, p. 79-187, pl. I-XXV.

Villeneuve J. (1908). Description de Diptères nouveaux. *Wien. ent. Zeitung, 27*, 1908, p. 202-204.

(1914). Sur quatre formes nouvelles se rapportant aux *Oestridae dubiosae* B. B. *Ann. Mus. nat. hungarici, 12*, 1914, p. 435-442.

(1916). A new species of Tachino-Oestrid from South Africa (*Diptera*). *Ann. of the South african Mus., 15*, part. VI, 1916, p. 465-468.

(1924). Contribution à la classification des *Tachinidae* paléarctiques. *Ann. des Sc. nat., Zool., 10e sér., 7*, 1924, p. 5-39.

(1925). L'œstridomorphisme. *Diptera* (*Encycl. ent., sér. B*), *2*, n° 1, 1925, p. 1-4.

Volkonsky M. (1937). Élevage et croissance larvaire du Criquet égyptien (*Anacridium aegyptium* L.). *C. R. Soc. Biol., Paris, 125*, 1937, p. 739-742.

Volkonsky M. T. (1943). Rearing locusts in captivity. *Bull. ent. Res., 34*, 1943, p. 253-256.

Wolcott G. N. (1940). A tachinid parasite of the Puerto Rican Changa. *Journ. econ. Ent., 33*, n° 1, 1940, p. 202.

Wolcott G. N.* (1951). The insects of Puerto Rico, *Diptera*. *Journ. Agr., Univ. Puerto Rico, 32*, n° 3, 1951, p. 476-477.

Wood A. H. (1933). Notes on some Dipterous Parasites of *Schistocerca* and *Locusta* in the Sudan. *Bull. ent. Res., 24*, 1933, p. 521-530, fig. 1-10.

Source : MNHN, Paris

York G. T. (1955). Notes on Parasitization of Grasshoppers by Nemestrinids. *Journ. econ. Ent.*, *48*, n° 3, 1955, p. 328.

York G. T. & Prescott H. W. (1952). Nemestrinid Parasites of Grasshoppers. *Ibid.*, *45*, n° 1, 1952, p. 5-10, fig. 1-3, tabl. 1-3.

Zacher F. (1917). Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. 1 vol., Iena (Gustav Fischer), 1917, 287 p.

Zakhvatkin A. A. (1954). « Les parasites d'Acridiens de la région de l'Angara ». *Troudy vsiess. entom. Obshtshestva, 44,* 1954, p. 240-300, fig. 1-30 (en russe).

Zimin L. S. (1951). Fam. *Muscidae*, Tribus *Muscini, Stomoxydini*. In : Fauna SSSR XVIII, *4*, Moskau, Leningrad, 1951.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

SOMMAIRE 2

AVANT-PROPOS 3

Chapitre I. — INTRODUCTION AUX MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE. 9

INTRODUCTION 9

A. ÉTUDE LORSQUE LE MATÉRIEL INITIAL EST L'HÔTE 10

I. Obtention des hôtes 10
1. Recherche et récolte 10
2. Transport et conservation 11

II. Étude des hôtes 11
1. Examen externe 11
2. Dissection 11

III. Élevage des larves parasites 12

B. ÉTUDE LORSQUE LE MATÉRIEL INITIAL EST LE PARASITE 12

I. Obtention du matériel d'étude 13
1. Récolte et élevage des hôtes indemnes 13
2. Obtention des imagos ou planidia de l'entomophage 13
a. Obtention d'imagos féconds de *Ceracia muconifera* : 13 ;
b. Obtention d'imagos féconds d'*Acyglossa pollinosa* : 14;
c. Obtention des imagos et planidia de *Symmictus costatus* : 14.

II. Techniques de contamination 14
1. Par l'imago *(Acemyiina* et *Acyglossa pollinosa)* 14
2. Par le planidium (Nemestrinidés) 15

III. Devenir des hôtes infestés 15
1. Examen après contamination 15
2. Utilisation des hôtes infestés 15

C. OBSERVATIONS SUR LE TERRAIN 15

D. MÉTHODES EXPÉRIMENTALES 16

E. MATÉRIEL ÉTUDIÉ 16

I. Nature, origine, importance numérique 16
II. Détermination 16
III. Indexation 19

Chapitre II. — LES ANTHOMYIIDÉS, ÉTUDE D'*ACYGLOSSA POLLINOSA* VILLENEUVE 21

INTRODUCTION 22

A. DONNÉES PRÉLIMINAIRES 22

I. Les Anthomyiidés acridiophages 22

II. Informations sur la connaissance de *Barbitistes fischeri* (Yers.) 23
1. Données sur la biologie 23
2. Détermination des stades larvaires 24

B. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE 24

I. L'œuf 24

II. La larve I 25

Source : MNHN, Paris

Pages

III. La larve II 25
IV. La larve III 26
V. Le puparium 26

C. Vie imaginale 26
I. *Acyglossa pollinosa* dans son milieu naturel 27
1. Chorologie 27
2. Phénologie 27
3. Activité journalière 27
4. Comportement de relation 27
5. Comportement de nutrition 28
6. Abondance 28
II. Sexualité et physiologie de la reproduction 28
1. Sex-ratio 28
2. Accouplement 29
3. Anatomie et physiologie de l'appareil génital femelle 29
III. Comportement de ponte 30
1. Description du comportement de ponte 30
a. Prise de contact avec l'hôte : 30;
b. Perforation buccale du tégument de l'hôte : 33;
c. Retournement et prise de la posture de ponte : 35;
d. Recherche de l'orifice préalablement pratiqué : 37;
e. Ovojection et abandon de l'hôte : 38;
f. Durée des diverses phases : 39;
g. Pontes multiples : 39.
2. Variantes du comportement de ponte 40
a. Répétition d'une phase du comportement : 40;
b. Suppression d'une phase de l'attaque : 40;
c. Erreur de localisation lors de la recherche de l'orifice de ponte : 41.
3. Réactions de l'hôte 41
a. Réactions de l'hôte au moment de l'attaque : 41;
b. Réactions pendant et après la ponte : 42.
4. Perforation et nutrition 42
5. Signification du comportement de ponte 43

D. Vie préimaginale 44
I. Vie prénymphale 44
1. Phase endoparasitaire 44
a. L'œuf : 44;
b. La larve au stade I : 47;
c. La larve au stade II : 47;
d. La larve au stade III : 47;
e. Aspects globaux : 48.
2. Phase libre 49
3. Particularités de la vie larvaire 49
a. Conséquences de l'échelonnement du développement : 49
b. Coparasitisme : 50.
II. Nymphose et hivernage 51

E. Interactions dans le couple hôte/parasite 51
I. Influence du parasite sur le développement de l'hôte 51
1. Étude en laboratoire 52
2. Étude dans la nature 52

Source : MNHN, Paris

Pages

II. Influence du parasite sur l'activité génitale de l'hôte 53
1. Activité ovarienne de l'hôte sain 53
2. Action du parasite sur l'activité génitale femelle 53
3. Action du parasite sur l'activité génitale mâle 55
III. Influence du parasite sur le comportement de l'hôte 56
IV. Lésions internes 56
F. Spécificité parasitaire 57
I. Spécificité taxinomique 57
II. Stades et sexes de l'hôte infesté 58
G. Conclusions 58

Chapitre III. — LES *ACEMYIINA*, ÉTUDE DE TROIS ESPÈCES FRANÇAISES .. 61

Introduction 61
A. Morphologie préimaginale 62
I. L'œuf 63
1. L'œuf de *Ceracia mucronifera* 63
2. L'œuf d'*Acemyia acuticornis* 63
II. La larve I 64
1. La larve I de *Cerucia mucronifera* 64
2. La larve I d'*Acemyia acuticornis* 66
3. La larve I de *Myiothyria benoisti* 67
III. La larve II 67
IV. La larve III 68
V. Le puparium 69
VI. Diagnose spécifique des larves 70
B. Biologie de *Ceracia mucronifera* Rond 71
I. Données préliminaires 71
1. Travaux antérieurs sur le genre *Ceracia* 71
2. Informations sur le cycle d'*Anacridium aegyptium* (L.) 72
II. Vie imaginale 73
1. Caractéristiques spatio-temporelles et numériques 73
a. Durée de vie : 73;
b. Chorologie : 73;
c. Phénologie : 73;
d. Abondance : 75.
2. Sexualité, physiologie de la reproduction 75
a. Sexualité : 75;
b. Physiologie de la ponte : 78.
3. Comportement de ponte 82
a. Étude en laboratoire : 82;
b. Observations dans la nature : 87.
III. Vie préimaginale 88
1. Phase préparasitaire 88
a. Éclosion de l'œuf et pénétration : 88;
b. Les échecs de l'œuf : 90.
2. Phase endoparasitaire 92
a. Biologie des larves à leurs différents stades : 92;
b. Aspects globaux et particularités de la vie endoparasitaire : 97.

Source : MNHN, Paris

Pages

3. Phase post-parasitaire 103
a. Sortie des larves : 103;
b. Comportement des larves libres : 105;
c. Vie nymphale : 105;
d. Hivernage et diapause : 105;
e. Émergence imaginale : 106.
IV. Interactions dans le couple hôte/parasite 106
1. Réactions de l'hôte 106
2. Actions du parasite 107
a. Influence sur le développement : 107;
b. Influence sur l'activité génitale : 107;
c. Lésions internes : 108;
d. Action létale du parasite sur l'hôte : 109.
3. Valeur trophique de l'hôte 110
V. Spécificité parasitaire 110
1. Dans la nature 111
2. Au laboratoire 111
a. Spécificité maternelle : 111;
b. Spécificité larvaire : 111.
3. Origine de la monophagie constatée dans la nature 112
C. Autres *Acemyiina* 113
I. Biologie d'*Acemyia acuticornis* Meig 113
1. Données des auteurs 113
2. Observations personnelles 114
a. Vie imaginale : 114;
b. Vie préimaginale :116;
c. Interactions dans le couple hôte/parasite : 117;
d. Caractéristiques du cycle d'*Acemyia acuticornis* : 118.
II. Biologie de *Myiothyria benoisti* Mesn 119
D. Caractéristiques biologiques et parasitologiques des *Acemyiina* .. 120
Chapitre IV. — LES *ORMIINI*, ÉTUDE DE *PLESIOŒSTRUS LEONIDEI* MESNIL 123
A. Travaux antérieurs sur les *Ormiini* 123
I. Taxinomie et répartition géographique 123
II. Biologie 125
B. Recherches personnelles sur *Plesioœstrus leonidei* Mesn 126
I. Morphologie préimaginale 126
1. Le planidium 126
2. La larve II 129
3. La larve III 130
4. Le puparium 131
II. Biologie 131
1. Chorologie 131
2. Phénologie 132
3. Vie préparasitaire 132
4. Vie endoparasitaire 133
5. Vie post-parasitaire 134
6. Interactions dans le couple hôte/parasite 135
7. Spécificité parasitaire 136
C. Caractéristiques biologiques et parasitologiques des *Ormiini* 137

Source : MNHN, Paris

Pages

Chapitre V. — LES NÉMESTRINIDÉS, ÉTUDE DE *SYMMICTUS COSTATUS* LOEW 139

INTRODUCTION 140

A. MORPHOLOGIE PRÉIMAGINALE 142
I. L'œuf 142
II. Le planidium 143
III. La larve II 144
IV. La larve III 144
V. La larve IV 145
VI. La nymphe 146

B. VIE IMAGINALE 146
I. Vie dans le milieu naturel 146
1. Chorologie 146
2. Phénologie 147
3. Importance numérique de la population 148
4. Comportements trophique et de relation 148
5. Durée de vie 149
II. Comportement de reproduction 149
1. Sexualité 149
2. Ponte 150
a. Lieu de ponte : 150;
b. Attitude de ponte : 152;
c. Durée de ponte et activité de la femelle : 152;
d. Fécondité et rythme de ponte : 153;
e. Nombre d'œufs déposés : 153.
3. Déplacements liés à l'activité génésique 154

C. VIE PRÉIMAGINALE 155
I. Phase libre préparasitaire 155
1. Incubation des œufs 155
2. Vie libre du planidium 156
3. Notion de « foyers parasitogènes » 157
4. Pénétration 158
II. Phase endoparasitaire 159
1. Vie du planidium dans l'hôte 159
a. Localisation dans les trachées de l'hôte : 159;
b. Formation du pore respiratoire et de la partie proximale du tube respiratoire : 159;
c. Croissance et nutrition : 161;
d. Mue : 161;
e. Durée du stade I : 161;
f. Signification du stade I : 161.
2. Vie des autres stades larvaires 162
a. Localisation : 162;
b. Durée de vie de chaque stade : 162;
c. Croissance et nutrition : 163;
d. Mue : 163.
3. Aspects globaux de la vie endoparasitaire 163
a. Siphonogenèse et fixation des larves : 163;
b. Surparasitisme et conséquences : 167.
III. Phase post-parasitaire 169
1. Vie larvaire libre 169
a. Sortie : 169;
b. Dissémination du parasite à l'état larvaire : 170;
c. Hivernage et diapause : 170.
2. Nymphose 171

Source : MNHN, Paris

Pages

D. Interactions dans le couple hôte/parasite 171
I. Réactions de l'hôte à la présence du parasite 171
II. Actions du parasite sur l'hôte 171
1. Action sur le développement 171
2. Action sur l'activité génitale 171
3. Signes extérieurs du parasitisme 172
4. Lésions internes 173
5. Survie de l'hôte à la sortie du parasite 173

E. Spécificité parasitaire 174
I. Position taxinomique et stades des hôtes 174
II. Origines de la spécificité 174

F. Caractéristiques biologiques et parasitologiques des Némestrinidés 175

Chapitre VI. — CARACTÈRES BIOLOGIQUES ET PARASITOLOGIQUES DES DIPTÈRES ACRIDIOPHAGES 178

Introduction 179

A. Vie imaginale 180
I. Vie des Diptères acridiophages dans leur milieu naturel 180
1. Chorologie 180
2. Phénologie 181
3. Coïncidence spatio-temporelle avec l'hôte 182
4. Comportements trophique et de relation 183
II. Sexualité et physiologie de la reproduction 185
1. Sex-ratio 185
2. Accouplement 186
3. Physiologie de la ponte 186
III. Comportement d'infestation 187
1. Ponte à l'écart de l'hôte 188
2. Ponte au contact de l'hôte 188
a. Larviposition : 188;
b. Oviposition : 189.

B. Vie préimaginale 190
I. Phase préparasitaire 190
1. Phase proxénique 190
a. Libre : 190;
b. Intra-utérine + libre : 191;
c. Intra-utérine seule : 191.
2. Phase paraxénique 191
3. Caractères de la vie préparasitaire 192
II. Phase endoparasitaire ou endoxénique 194
1. Déplacements et localisation 194
2. Nutrition 195
3. Croissance et mues 196
4. Durée des stades et de la vie larvaire totale 196
5. Parasitisme grégaire ou solitaire 197
6. Caractères de la vie endoparasitaire 198
III. Phase post-parasitaire ou métaxénique 198
1. Abandon de l'hôte 198
2. Phase larvaire libre 199
3. Nymphose 200
4. Destinée de l'hôte après la sortie du parasite 200

Source : MNHN, Paris

Pages

C. Interactions dans le couple hôte/parasite 202
I. Réactions de défense de l'hôte 202
1. Réactions générales 203
2. Siphonogenèse 204
a. Type : 204;
b. Forme : 205;
c. Structure : 205;
d. Origine et croissance : 206;
e. Caractéristiques de la siphonogenèse des Orthoptères : 207
II. Actions du parasite sur l'hôte 208
1. Actions directes 208
2. Actions indirectes 208
D. Spécificité parasitaire 212
I. Stade des hôtes infestés 212
II. Sexe des hôtes infestés 213
III. Spécificité taxinomique 214
1. « Wirtskreis » des Diptères acridiophages 214
2. Éléments de la spécificité parasitaire 215
a. Éléments maternels de la spécificité : 216;
b. Éléments larvaires de la spécificité : 216.
E. Conclusions 217
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 220
BIBLIOGRAPHIE 228
TABLE DES MATIÈRES 240

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Imprimerie Nationale. — 8 564018 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

54 A... 303

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie; B. Botanique; C. Sciences de la terre; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933, In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, Paris (16e); depuis 1961; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, Paris (5e) : depuis 1936; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, Paris (5e); depuis 1882; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, Paris (5e).

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, Paris (5e); sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e); depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, Paris (5e); depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, Paris (5e); depuis 1959; semestriel.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris